

T 124

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Exactas
Departamento de Física

TESIS DOCTORAL

MODELOS DE EVOLUCION BIOLOGICA

Julián M. Fernández
Diciembre de 1998

Departamento de Física

Facultad de Ciencias Exactas

Universidad Nacional de La Plata

Director: Prof. Dr. Angel L. Plastino

A Mis Padres.

Indice

| | |
|--|-----------|
| Sumario | 1 |
| 1 Reseña Conceptual Sobre la Teoría Evolucionista Actual | 3 |
| 1.1 Introducción | 3 |
| 1.2 La Emergencia de la Síntesis Neo-Darwiniana | 4 |
| 1.2.1 La Síntesis Neo-Darwiniana y los Neutralistas | 7 |
| 1.2.2 Restricciones Evolutivas en la Tradición Darwiniana-Mendeliana | 8 |
| 1.2.3 Indicios de un Paradigma Estructuralista | 9 |
| 1.3 Más Allá del Neo-Darwinismo | 10 |
| 1.3.1 Algunas Críticas a la Síntesis Neo-Darwiniana | 10 |
| 1.3.2 El Problema del Tiempo Adecuado | 13 |
| 1.3.3 Resumen | 15 |
| 2 Modelos de Evolución Biológica | 18 |
| 2.1 Introducción | 18 |
| 2.2 Modelos de Evolución Biológica y SOC | 19 |
| 2.2.1 Criticalidad Autoorganizada | 19 |
| 2.2.2 El Juego de la Vida de Conway | 21 |
| 2.2.3 Modelos de Vidrios de Spin Asimétricos | 22 |
| 2.2.4 Los Modelos NKC | 24 |
| 2.2.5 El Modelo de Per Bak | 25 |
| 2.2.6 Resumen | 26 |
| 2.3 Nuestro Modelo | 27 |

| | | |
|----------|--|-----------|
| 2.3.1 | Introducción | 27 |
| 2.3.2 | El Modelo | 27 |
| 2.3.3 | Resultados | 32 |
| 2.3.4 | Discusión | 33 |
| 2.3.5 | Otros Resultados | 35 |
| 2.3.6 | Medio Ambiente y Simbiosis | 36 |
| 3 | Mecanismos Dinámicos en Evolución Biológica | 63 |
| 3.1 | Introducción | 63 |
| 3.2 | El Rol de las Correlaciones | 64 |
| 3.3 | Características Distintivas del Presente Mecanismo Dinámico | 67 |
| 3.4 | Recapitulación | 69 |
| 3.5 | Series Temporales y Espectro de Frecuencias | 70 |
| 3.6 | Propiedades Invariantes de la Simulación | 72 |
| 3.7 | La Competencia Darwiniana Da Origen a Un Sistema de Ecuaciones Diferenciales No Li-neales | 73 |
| 3.8 | Discusión | 74 |
| 3.8.1 | El Espectro de Frecuencias | 75 |
| 3.8.2 | La Teoría Neutral de Kimura | 76 |
| 3.8.3 | La Evolución Actúa en Dos Niveles Diferentes | 77 |
| 3.8.4 | Selectividad de los Principales Eventos de Extinción | 77 |
| 3.9 | Conclusiones | 79 |
| 4 | Evolución Versus Coevolución | 96 |
| 4.1 | Introducción | 96 |
| 4.2 | La Familia de Modelos <i>NKC</i> | 99 |
| 4.3 | Nuestro Modelo | 101 |
| 4.4 | Dinámica Comparativa | 101 |
| 4.4.1 | Modelos <i>NKC</i> | 101 |
| 4.4.2 | Nuestro Modelo | 103 |
| 4.5 | El Problema del Tiempo Adecuado | 106 |
| 4.6 | Conclusiones | 107 |

| | |
|-------------------------------|------------|
| Apéndice A | 120 |
| Apéndice B | 122 |
| Lista de publicaciones | 125 |

Sumario

La publicación de "El Origen de la Especies" por Charles Darwin, hacia fines del siglo pasado, dió origen a una revolución en biología que prosigue aún hoy hasta nuestros días. La poderosa visión original de Darwin se conserva en gran medida, aunque han habido algunas modificaciones a la teoría original, y el tema sigue siendo aún foco de polémicas y controversias. Durante el presente siglo el problema del origen y evolución de la vida sobre nuestro planeta ocupó la mente de innumerables científicos, provenientes no solo de la biología, sino también de otras ciencias, como la física, la matemática y las ciencias de la computación. La razón de esta multiplicidad de ataques se basa en la enorme complejidad del tema, que requiere de la acción conjunta de diferentes enfoques, no solamente de la biología, sino también de otras ciencias, para poder ser dilucidado.

En la actualidad, el tema ha tomado nuevo impulso, debido especialmente a la evolución de las computadoras que permiten realizar simulaciones cada vez mas complejas cuando los métodos analíticos ya no pueden proseguir con su análisis. El creciente interés no obedece solo a razones filosóficas. Existen numerosas ramas de la tecnología aplicada que se beneficiarían enormemente de una comprensión adecuada de los procesos evolutivos y adaptativos en general. Estos campos han surgido en forma relativamente reciente, algunos de ellos son: programación evolutiva, redes neuronales y algoritmos genéticos. En todos ellos se trata de optimizar alguna cantidad (ya sea la performance de un programa, el funcionamiento de una red neuronal, o el de alguna función o variables en general) mediante una imitación del proceso evolutivo en lugar de hacerlo en forma analítica.

Es por ello que en este trabajo de Tesis Doctoral, nos dedicaremos en particular

a investigar algunos de los problemas relativos a los procesos evolutivos. Partiremos de la actual síntesis neo-Darwiniana, y a partir de allí propondremos y estudiaremos un modelo matemático simple y a su vez general de evolución, con la esperanza de que un análisis del mismo nos arroje alguna luz sobre los mecanismos dinámicos que operan en estos sistemas tan complejos.

El cuerpo principal de esta Tesis está organizado en cuatro capítulos, de la siguiente manera:

En el Capítulo 1 repasamos brevemente la síntesis de la actual teoría neo-Darwiniana, haciendo también hincapié en algunas de las críticas que se le hacen actualmente. Esto nos permitirá comprender mejor las motivaciones y la forma del modelo introducido en el siguiente capítulo. En el Capítulo 2 veremos brevemente algunos modelos teóricos recientes en evolución biológica, y pasaremos inmediatamente a introducir el nuestro y a estudiar algunas de las predicciones del mismo, haciendo notar su acuerdo con los datos obtenidos mediante los registros fósiles. En el Capítulo 3 analizamos en detalle la dinámica del modelo introducido en el capítulo anterior para tratar de comprender los mecanismos que subyacen en evolución. No solo es un análisis desde el punto de vista puramente dinámico sino que también se intentan resaltar sus analogías con algunos mecanismos que se observan en biología. Por último, en el Capítulo 4, atacamos el problema de la comparación entre evolución y coevolución. Este es un problema que a dado lugar a numerosas controversias y que lo atacamos mediante la utilización no solo de nuestro modelo sino también de la familia de modelos *NKC* de Kauffman, ya clásicos en la literatura sobre el tema.

Capítulo 1

Reseña Conceptual Sobre la Teoría Evolucionista Actual

1.1 Introducción

Los recientes avances en biología molecular nos han llevado cerca de las bases moleculares de la evolución y la ontogenia. La organización que aparece revelada nos deja perplejos ante su vasta complejidad. Nuestra actual comprensión de los organismos nos hace ver esta complejidad como el resultado de un accidente histórico, debido a las mutaciones al azar y a la selección natural.

Es la intención de este capítulo explorar la génesis de la visión contemporánea de los organismos como mezclas de innovación y diseño bajo el amparo de la selección natural. Comenzaremos con los Morfologistas Racionalistas pre-Darwinianos, quienes creían que estaban examinando un conjunto de especies fijas e inmutables y buscaban *leyes de forma* ahistóricas (con "forma" nos referimos a las diversas morfologías que pueden tomar las diferentes especies). Esta mirada a los Morfologistas Racionalistas nos conduce al establecimiento de la teoría de la evolución, con sus filogenias ramificadas y el concepto Darwiniano de selección natural. La teoría de la evolución, además de eliminar la idea de especies fijas, barrió simultáneamente con el intento de buscar leyes ahistóricas para la forma orgánica.

A su vez, los conceptos de evolución, filogenias ramificadas y selección natural,

engendraron nuestra visión actual de los organismos como soluciones ad hoc y oportunistas a problemas de diseño, forjados por la fuerza de selección y la deriva genética al azar.

La segunda sección de este capítulo considera algunas críticas más o menos familiares a esta visión presente.

1.2 La Emergencia de la Síntesis Neo-Darwiniana

La biología de finales del siglo XVIII y principios del XIX aceptaba que las especies eran fijas e inmutables. Es difícil para nosotros en la actualidad comprender las cuestiones que se originaban naturalmente de aquella suposición fundamental. Si los organismos no evolucionaban unos hacia otros, como hoy pensamos, sino que permanecían eternamente fijos: como podremos dar cuenta de las similitudes obvias y profundas que existen entre los diversos organismos?

La enorme similitud entre organismos, más tarde vista como evidencia del descenso común por Darwin, pareció en cambio sostener la posibilidad de que pudieran existir *leyes de forma* simples subyacentes, que pudieran ser aprehendidas por una mente racional. Para aquellos biólogos entonces, era enteramente racional concentrarse en la anatomía comparada. Para Morfologistas Racionalistas tales como Goethe, Cuvier y otros, a pesar de sus diferencias [1], el interés que los guiaba era el de encontrar alguna lógica, o leyes subyacentes, que les permitieran entender a los organismos similares como variaciones en algún simple mecanismo que generara a las formas vivientes.

La anatomía comparada conduce naturalmente a la taxonomía sistemática. Un resultado de esta progresión natural, la taxonomía de Linneo, persiste aún hasta nuestros días. Es importante tener claro que los objetivos intelectuales de la taxonomía sistemática no eran, meramente, categorizar a los organismos en grupos engranados, sino descubrir el *ordenamiento natural* de todos los seres vivientes.

El concepto de leyes de forma, que en la actualidad nos puede resultar extraño al estar educados en la tradición Darwiniana, es inmediatamente comprensible si consideramos una analogía con los cristales. Los cristalógrafos han tenido éxito en la

búsqueda de leyes de forma ordenando diversas y complejas morfologías en términos de combinaciones de sólo unos pocos principios subyacentes. Previamente al advenimiento del evolucionismo los biólogos confrontados con especies temporalmente fijas tenían la esperanza de hallar justamente este tipo de leyes.

Cuatro hechos principales influyeron definitivamente para el paso de la morfología racionalista hacia la biología actual. La primera es la teoría de Darwin. Las otras tres son los descubrimientos por Mendel de las leyes básicas de transmisión genética, el concepto de "plasma germinal continuo" de Weismann a partir del cual cada organismo crece, y el advenimiento de la genética de poblaciones (para dar cuenta de la evolución Darwiniana por selección actuando sobre genes individuales). Nos referiremos ahora a estas cuatro ideas que dan origen a la actual síntesis neo-Darwiniana.

1) El establecimiento del evolucionismo lleva consigo el concepto de filogenias ramificadas. La idea de ramificación se ha transformado en subyacente a todo el pensamiento acerca de los organismos y su evolución. Con ella, la idea de que la biología debería buscar leyes ahistóricas universales diferentes a las de "azar y necesidad" ha perdido el sentido. La aceptación de las ideas de Darwin marca una transición en la cual los organismos son vistos como accidentales e históricamente contingentes.

Dada la idea de que las especies evolucionan una en otra, entonces miembros de una especie deben de alguna manera dar origen a miembros de otras especies. De ello se sigue que los miembros de la segunda especie deben derivar como variantes de miembros de la primera. Aumenta entonces el enfoque dado a la variación. La especiación se basa entonces en la conversión de variaciones *dentro* de una especie a variaciones *entre* especies, y de aquí, a variaciones dentro de alguna población a variaciones entre poblaciones.

Dentro de este contexto, la selección natural es la fuerza que dirige y moldea las ramificaciones que tendrán éxito. Esto origina algunas preguntas, como por ejemplo: cuán rápidamente se produce la evolución fenotípica dentro de una determinada especie?

Una característica del pensamiento de Darwin que influye poderosamente, aunque es innecesaria desde el punto de vista lógico, es la hipótesis de que la variación que logra emerger dentro de una especie y pasa como diferencia entre dos especies es de

un rango indefinido. Una idea que domina el trabajo de Darwin, y que ha tenido importantes consecuencias conceptuales, es la que dice que las variaciones pueden ocurrir virtualmente en cualquier dirección y con cualquier magnitud bajo la influencia de la selección natural. Esto es sostenido a pesar de que en muchos casos han sido observadas correlaciones entre diferentes características. De ello se sigue que la sola selección natural es capaz de discriminar cuales nuevas variantes se encontrarán en generaciones posteriores. Aquí está la raíz de la idea actual de que la selección es la única fuente de orden en el mundo biológico (idea que está cambiando lentamente al estudiar fenómenos tales como la autoorganización en sistemas complejos).

2) Un complemento fundamental al anterior para obtener la visión contemporánea, es el descubrimiento de Mendel de la transmisión genética. Dados dos progenitores, y la observación de que la descendencia a menudo se asemeja a ambos, se vuelve plausible la idea de que la descendencia recibe "átomos de heredad" de cada uno de estos progenitores. Si los átomos de heredad son permanentes y pueden recombinarse y reemerger, entonces su pasaje a través de la primera y segunda generación debería ser observable. Mendel observó y formuló algunas de dichas leyes.

El reconocimiento de que los cromosomas podrían ser los transportadores de la información genética descansó en gran parte en el paralelo entre su comportamiento en la meiosis y el comportamiento requerido por las leyes de Mendel.

3) En la doctrina de Weismann de la continuidad del "plasma germinal" [2], este último pasaba de padres a hijos. Según dicha teoría, en cada descendiente las células germinales controlan el desarrollo del organismo, pero ellas mismas no forman parte del cuerpo o soma. Weismann argumentaba que el problema de la herencia no es una cuestión de cómo la estructura del padre es transmitida a la descendencia, sino que es una cuestión de crecimiento y desarrollo. La descendencia se asemeja a los padres debido a que ambos son el resultado de idénticos procesos de crecimiento y desarrollo, localizados en una estructura distinta: la célula germinal, la cual contiene una sustancia específica con una estructura altamente compleja, el plasma germinal, el cual tiene el poder de desarrollarse en un organismo complejo. A su vez, las células germinales no derivan del cuerpo del individuo sino de las células germinales del padre, cuya sustancia se ha mantenido en perpetua continuidad desde el origen de la vida

en la Tierra. Por lo tanto, el organismo no es una totalidad autoorganizada, sino que es una expresión de los comandos centrales de dirección del plasma germinal.

El tema de una dirección central mediada por el plasma germinal ha evolucionado hacia el actual concepto del genoma como controlador del desarrollo. En la actualidad concebimos la dirección central como un "programa genético". El concepto de programa genético continúa jugando un rol profundo en el pensamiento de los biólogos evolucionistas.

4) Nuestra visión contemporánea de la biología es una verdadera unión de los puntos de vista de Darwin, Mendel y Weismann. Con el redescubrimiento de la transmisión genética Mendeliana y la identificación tentativa de los cromosomas como las entidades subcelulares significantes que constituyen las sustancias activas en el plasma germinal de Weismann, pasando de generación en generación y dirigiendo el crecimiento de cada organismo, la estructura conceptual central se mantiene en pie. Dicha estructura culmina en la biología molecular contemporánea, de la cual emergen cuestiones naturales que nos son familiares. Cuáles sustancias químicas complejas son las que transportan los genes Mendelianos? Cómo los genes llevan a cabo su transmisión? Cómo dichos genes se expresan como características en la descendencia? El intento de responder a estas preguntas a conducido a la elucidación de la estructura del ADN y del código genético, de la expresión de genes estructurales como proteínas específicas que juegan roles estructurales o catalíticos en el organismo en desarrollo, y de los conceptos de genes regulatorios y circuitos cibernéticos de genes regulatorios que gobiernan los patrones de expresión de genes. Es aquí, donde el programa de reduccionismo en biología ha tenido su éxito mas profundo.

1.2.1 La Síntesis Neo-Darwiniana y los Neutralistas

A pesar de su gran éxito para explicar una amplia gama de procesos, la síntesis neo-Darwiniana fue puesta en tela de juicio. Indudablemente el ataque más exitoso ha desafiado la propuesta neo-Darwiniana que afirma que la mayor parte (sino el todo) del cambio evolucionario está dirigida por la selección natural de las ventajas adquiridas.

Sewall Wright [3, 4], uno de los tres pioneros de la genética de poblaciones,

enfaticó el rol que tienen en la evolución las pequeñas poblaciones periféricas que han estado aisladas durante largo tiempo del cuerpo principal de la especie correspondiente. En poblaciones aisladas lo suficientemente pequeñas, un grupo pequeño particular de genes (del código genético total) compartidos por todos los miembros de dicha población, puede diverger abruptamente del grupo de genes compartidos por la mayoría de los miembros de la población mayor. De esta forma, un gene que tiene baja frecuencia en la población total puede tener, por chance, una alta frecuencia en la población aislada. Consecuentemente, la dinámica evolucionaria puede conducir al reemplazo del resto de los alelos por dicho alelo para ese gene en particular, simplemente por azar o, mas formalmente, por deriva aleatoria (para el rol que juega el aislamiento geográfico en estos casos puede verse [5]).

La *Teoría Neutral* [6] es la afirmación más fuerte acerca del rol asignado a la deriva aleatoria. En su formulación más extrema, la teoría neutral afirma que toda, o la mayor parte de la evolución en el nivel molecular, es debida a la deriva aleatoria entre *variantes genéticas selectivamente neutrales*, incluso en grandes poblaciones. Esta teoría a gastado una enorme cantidad de energía en el intento por entender hasta que punto, la sustitución evolucionaria de un alelo por otro, es debida a diferencias selectivas o a fluctuaciones al azar.

1.2.2 Restricciones Evolutivas en la Tradición Darwiniana-Mendeliana

Los biólogos han reconocido durante largo tiempo que la evolución está restringida [7] y, la suposición de que las variaciones pueden ocurrir en cualquier dirección, ha sido muy criticada. Incluso aunque Darwin consideró correlaciones internas dentro de cada organismo (de forma tal que la selección para una determinada característica puede influir en otras características correlacionadas con la misma), remarcó la capacidad para variaciones en casi cualquier dirección. Es por ello que mucha de la biología de fines del siglo pasado y comienzos de este se dedicó a intentar refutar esta afirmación.

Si la evolución consiste en filogenias ramificadas que convierten variaciones dentro de una población en variaciones entre poblaciones, entonces, evidentemente, un

análisis exhaustivo de los patrones de variabilidad elegidos por cualquier población revelará las avenidas accesibles a la evolución. Restricciones en estos patrones de variación son restricciones sobre las filogenias ramificadas.

La cuestión bajo análisis, en la pregunta acerca de si existen restricciones en la evolución, debe hacerse mas explícita. Es preguntar si puede haber restricciones en generar formas u organismos *vecinos*, viendo al proceso como comenzando en un punto específico (en una dada especie o en un organismo particular de la especie). Dicho de otro modo, la principal idea de restricción en la tradición Darwiniana-Mendeliana es una restricción local sobre las posibles transiciones entre formas vecinas.

1.2.3 Indicios de un Paradigma Estructuralista

El análisis de los patrones de variación en organismos vecinos del que hablamos en la sección anterior, puede explicarse fácilmente basándose en la idea de que los organismos son generados por algoritmos de desarrollo. En cuyo caso, el propósito se transformará en averiguar cuál es dicho algoritmo generativo (o de desarrollo) y, consecuentemente, cuales son los organismos vecinos verdaderamente posibles. Como ejemplo podemos considerar la filotaxis observada en piñas de pino o en las flores del girasol. Las escamas forman espirales dobles que radian desde el centro, una en el sentido horario y la otra en el antihorario. La característica sorprendente es que el número de espirales en una dirección está relacionado con el de espirales en la otra dirección como dos números adyacentes en la serie de Fibonacci: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34,

Se han sugerido varios modelos para tratar de explicar este patrón de espirales. Un ejemplo atractivo es el de G. J. Mitcheson [8]. Mitcheson sugiere que el empaquetamiento apretado de las escamas primordiales en el meristema cónico alcanza para generar la serie filotáctica observada. La cuestión aquí no es si su modelo es adecuado, sino el modo de análisis que ejemplifica. Primero, dado el mecanismo de desarrollo presuntivo, tenemos un algoritmo para generar una forma dada y, modificando los parámetros del modelo, una forma de calcular y predecir las posibles formas vecinas. Así, el mecanismo de desarrollo predice una familia de formas que el mismo genera. Segundo, a diferencia de la propuesta de variaciones continuas entre formas vecinas,

en este modelo los vecinos posibles son pares adyacentes en la serie de Fibonacci. Por lo tanto: *morfologías vecinas verdaderas en evolución reflejan transformaciones a formas vecinas en la familia de formas generadas por los mecanismos de desarrollo subyacentes.*

1.3 Más Allá del Neo-Darwinismo

1.3.1 Algunas Críticas a la Síntesis Neo-Darwiniana

Haremos una breve revisión de tres críticas familiares a la posición neo-Darwiniana, las cuales están estrechamente relacionadas con los temas que investigaremos en este trabajo.

Fenotipos Perdidos:

Una crítica interesante a la teoría evolutiva ha sido la "vacuidad" del espacio fenotípico. El problema es el siguiente: en la cadena lineal de la creación, cada ser está ligado a aquellos que están por arriba y por debajo de él, generándose así, todos los posibles organismos susceptibles de existir. Esta es una idea expresada en la doctrina de la Plenitud [9]. Sin embargo, muchos fenotipos concebiblemente útiles no existen. Por qué no? y cómo la teoría Darwiniana da cuenta de dicha ausencia? Los fenotipos perdidos aparentemente implican que la falla en alcanzar dichos fenotipos útiles podría provenir de restricciones desconocidas que limitan la efectividad de la selección natural.

Sin embargo, esta implicación es innecesaria. Olvidemos momentáneamente la posibilidad de restricciones en el desarrollo. Imaginemos que puede describirse el fenotipo de un organismo midiendo algún número grande de características métricas continuas, cada una correspondiente a un eje en un espacio fenotípico. Entonces el fenotipo de cada organismo corresponde a un punto en dicho espacio fenotípico, y una especie se corresponde con alguna "nube" en dicho espacio. La evolución fenotípica en una especie corresponde al movimiento de dicha nube en alguna trayectoria a través de dicho espacio fenotípico. Similarmente, las filogenias ramificadas se relacionan con trayectorias que se ramifican en dicho espacio.

Bajo la hipótesis de que no existe ningún tipo de restricciones, las trayectorias ramificadas a través del espacio generadas por el proceso de selección constituirían un camino de ramificación al azar en un espacio multidimensional. Las propiedades típicas de dicho camino en un espacio multidimensional, son que la mayor parte del espacio permanece vacío. Por lo tanto, la vacuidad del espacio fenotípico en sí misma no revela nada con respecto a las restricciones que puedan existir en el proceso evolutivo. La selección natural puede ser crítica en evolución, pero no es necesario que esta actúe para que se creen huecos en el espacio fenotípico. Esta explicación no implica por supuesto que la evolución filogenética es un camino al azar en el espacio fenotípico.

Estabilidad Fenotípica:

La "estabilidad" evolucionaria fenotípica, es decir, la persistencia durante largos períodos de tiempo de una forma o un rasgo, es particularmente un problema serio. A pesar del hecho de que los biólogos evolucionistas están familiarizados desde hace mucho tiempo con fósiles vivientes como la zarigüeya, el problema de la estabilidad de la forma de las especies o "stasis", ha salido a luz recientemente en el debate entre la teoría del gradualismo filético y la teoría del equilibrio puntuado.

La clásica posición neo-Darwiniana favorece al gradualismo filético, en el cual pequeños cambios fenotípicos se van acumulando lentamente en una especie dada [10, 11]. La teoría del equilibrio puntuado, en cambio, sostiene que la mayoría de las diferenciaciones fenotípicas ocurre durante la especiación, pero que las especies se mantienen extremadamente estables fenotípicamente a partir de dicha especiación [12].

Independientemente de cual sea la validez general de la teoría del equilibrio puntuado (ver críticas en [13, 11]), los defensores de la misma se han concentrado adecuadamente en el hecho de que la estabilidad fenotípica sobre períodos de millones de años, típicamente entre 3 y 6 para el promedio de las especies, no es del todo rara. El problema a resolver estriba en cómo lograr tal estabilidad. Si las mutaciones continúan acumulándose, como lo evidencian la razonablemente estacionaria tasa de sustitución de aminoácidos y de nucleótidos, qué es lo que mantiene a los fenotipos en su forma?

Para el neo-Darwiniano la respuesta es que la poderosa selección mantiene la forma constante. El argumento mas simple es que, dado que las especies estables viven en ambientes estables, la selección favorece la forma normal establecida.

La dificultad con este argumento plausible, como con muchos otros argumentos en evolución, radica en evaluar su grado de plausibilidad. Es muy difícil confirmar que especies estables viven en ambientes lo suficientemente estables como para dar cuenta de la stasis. El medio ambiente de una especie no está constituido solamente por el medio físico externo sino, también, por muchas otras especies que constituyen sus presas, sus predadores y sus competidores. Está muy poco claro que la estabilidad del medio ambiente sea la norma. Si una especie promedio vive alrededor de 3 a 6 millones de años y cada especie interactúa significativamente con N otras especies en su modo de vida y, si dichas especies también se alteran o se extinguen, entonces en promedio el aspecto del nicho ecológico de una especie cambiará N veces durante la existencia de la misma. La pregunta es: cuán estable debe ser un medio ambiente para ser capaz de soportar estabilidad fenotípica?

Algunas especies de trilobites parecen haber persistido morfológicamente inalteradas por decenas de millones de años, con la excepción del agregado de una fila simple de omatidia en sus ojos compuestos. Es perfectamente posible que estos trilobites constituyeran un fenotipo maximalmente adaptado a su medio ambiente estable. Pero es ello cierto? Si la stasis es mas común que rara, entonces, el argumento seleccionista parece explicar una característica dominante observada en los registros fósiles, a partir de un medio ambiente "suficientemente constante" (el cual es a menudo inverificable), y en términos de selección normalizadora para la forma establecida (lo cual es prácticamente intesteable). No se necesita ser discípulo de Carl Popper, que afirma que una teoría debe ser refutable para ser científica, para sentirse poco satisfecho con el argumento anterior.

Dinámica Macroevolutiva:

La pieza central de la síntesis neo-Darwiniana es que la selección natural, actuando sobre variaciones individuales dentro de una población para sustituir un alelo por otro, es la fuerza principal que dirige los cambios evolucionarios adaptativos. En esta visión, la especiación y los patrones de filogenia tanto en las especies como en los

taxones más altos, expresan la selección natural actuando al nivel de los organismos individuales.

Sin embargo, los estudiosos de las tendencias principales en los órdenes taxonómicos más altos han empezado a dudar recientemente de que la selección al nivel del organismo individual sea el único factor para dar cuenta de los patrones observados entre los taxones más altos. Supongamos, por ejemplo, que algunas especies son propensas a la especiación mientras que otras no lo son. Si la propensión a especiar es en si misma heredable, entonces el primer grupo se ramificará con el tiempo en un número mucho mayor de especies que el segundo. Esta diferencia en la tendencia a la especiación, puede estar, o no, relacionada con el grado de adaptabilidad al nivel del individuo, pero sin embargo puede afectar dramáticamente los patrones vistos dentro de los géneros y familias correspondientes. Si estos desafíos a la síntesis neo-Darwiniana son correctos, entonces los patrones de cambio macroevolutivos pueden ser parcialmente cortados o apantallados de la acción de la selección natural al nivel de las variaciones adaptativas individuales.

1.3.2 El Problema del Tiempo Adecuado

Otra de las grandes cuestiones en evolución, consiste en averiguar cuán difícil puede haber sido "encontrar" determinada estructura o propiedad particular. Tal problema aparece, principalmente, cuando la estructura o propiedad en cuestión requiere de la acción concertada de un gran número de constituyentes. En biología evolutiva el problema, habitualmente, es puesto en términos de la noción de "tiempo adecuado" para el eventual "descubrimiento" de cierta propiedad útil.

Veamos un ejemplo que nos muestra las dificultades que a menudo surgen al tratar de "calcular" un tiempo adecuado de búsqueda. Un argumento dado por Robert Shapiro [14] alcanza para ejemplificar dicho punto. Shapiro calcula el número de intentos que pueden haber ocurrido en la historia de la Tierra, la probabilidad de éxito por intento, y, de aquí, la probabilidad global de éxito. Para calcular el número de intentos, necesitaremos conocer dos ítems, la longitud de tiempo necesaria para un simple intento, y el número de intentos que pueden tomar lugar simultáneamente. La bacteria *E. coli* se replica cada 20 minutos. Supongamos, sin embargo, que estamos

teniendo en cuenta una bacteria más simple que *E. coli* y estimemos como un minuto el tiempo por intento. Además, tenemos disponibles $5 \cdot 10^{14}$ minutos. Luego Shapiro sobreestima, a propósito, el espacio disponible para intentos asumiendo un océano de 10 km de profundidad y un volumen de $1 \mu\text{m}^3$ por intento, dando lugar a la posibilidad de 10^{36} intentos simultáneos. Durante 2 mil millones de años esto da lugar a $2.5 \cdot 10^{51}$ intentos.

Shapiro continúa con un esfuerzo por calcular la probabilidad de obtener, por chance, algo similar a la *E. coli*. Comienza con un argumento planteado originalmente por Fred Hoyle y N. C. Wickramasinghe [15]. En lugar de estimar las chances de obtener una bacteria completa, estos autores tratan de calcular las chances de obtener una enzima funcional. Comienzan con el conjunto de 20 aminoácidos que son utilizados para construir las enzimas. Si los aminoácidos fueran seleccionados al azar y ubicados en orden al azar: cuáles serían las chances de obtener un producto bacteriano real? Para una típica enzima con 200 aminoácidos la probabilidad se obtiene multiplicando la probabilidad para cada aminoácido (1 en 20) 200 veces, dando como resultado 1 posibilidad en 20^{200} . Dado que más de una secuencia de aminoácidos puede proveer enzimas con funciones adecuadas, Hoyle y Wickramasinghe estiman que las chances de obtener una enzima del tipo apropiado al azar sería "solamente" 1 en 10^{20} . Pero, para duplicar una bacteria, uno necesita ensamblar unas 2000 enzimas funcionales diferentes. Las chances de obtener esto por azar serían de 1 en 10^{40000} . Shapiro razona entonces que, con solo $2.5 \cdot 10^{51}$ intentos posibles, la probabilidad de éxito es demasiado pequeña para poder ocurrir. Dicho de otro modo, las bacterias no pueden haberse originado espontáneamente.

Lo devastador de este argumento no es solo la aparente improbabilidad de éxito sino, también, lo amplio de su aplicación [16, 17]. El mismo argumento puede aplicarse al origen de un metabolismo acoplado, del código genético, o de la organización de tejidos. La característica general de cada uno de estos misterios es que cada uno exhibe, de una forma u otra, la emergencia evolutiva de un conjunto de procesos mutuamente necesarios. Cada vez que nos confrontamos con la emergencia de un todo, cuyas partes son mutuamente necesarias, hay una tendencia a razonar como Shapiro.

Sin embargo el argumento de Shapiro tiene que tener algunas fallas. Habiendo calculado la probabilidad de obtener una proteína con determinada actividad catalítica como 1 en 10^{20} , argumenta que un organismo requerirá un conjunto de 2000 enzimas particulares para 2000 reacciones particulares. Según S. Kauffman [18] es este requerimiento, de un conjunto particular de reacciones enzimáticas, el que produce las chances extremadamente bajas que calcula Shapiro. Siguiendo a Kauffman, deberíamos, en lugar de ello, concentrarnos en la probabilidad de encontrar *uno cualquiera* de los muchos posibles conjuntos acoplados de actividades enzimáticas que podrían dar lugar a un protoorganismo viviente. El problema encontraría explicación entonces en términos de principios de autoorganización, en lugar de en suficiencia de tiempo.

Volveremos mas adelante a este tema y, veremos que, si bien la explicación de Kauffman puede tener cierta validez, la respuesta al problema del tiempo adecuado puede explicarse en términos mas generales.

1.3.3 Resumen

El paradigma neo-Darwiniano actual ha sido objeto de serias críticas. Las críticas más persistentes han provenido de los neutralistas, quienes argumentan que la mayor parte de la evolución a nivel molecular es selectivamente neutral. En el nivel macroevolutivo han sido dos los principales ataques al neo-Darwinismo: (1) El problema del stasis morfológico y el equilibrio puntuado y (2) el problema de la especiación y la posible selección a nivel de especies. Otro de los grandes problemas planteados, es la aparente falta de tiempo desde la formación de la Tierra para generar por evolución las especies actualmente existentes.

Nuestro interés en este trabajo es atacar estos problemas encarándolos a través del estudio de un modelo matemático simple de evolución. Este estudio nos permitirá encontrar algunas respuestas a las cuestiones anteriormente planteadas.

Bibliografía

- [1] T. Appel, *The Cuvier-Geoffroy Debate: French Biology in the Decades Before Darwin*, Oxford University Press, Oxford (1987).
- [2] A. Weismann, *The Evolution Theory*, Edward Arnold, London (1904).
- [3] Wright S., Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**, 97 (1931).
- [4] Wright S., The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics* **1**, 356 (1932).
- [5] Mayr E., *Systematics and the Origins of Species*. Columbia University Press, New York (1942).
- [6] Kimura M., *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, New York (1983).
- [7] Bateson W., *Materials for the Study of Variation*. Cambridge University Press, Cambridge (1894).
- [8] Mitchison G. J., Phylotaxis and the fibonacci series. *Science* **196**, 270 (1977).
- [9] Stanley S. M., *Macroevolution: Pattern and Process*. Freeman, San Francisco (1979).
- [10] Simpson G. G., *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York (1944).

- [11] Levinton J., *Genetics, Paleontology and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge (1988).
- [12] Eldredge N. and Gould S. J., Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology* (T. J. M. Schopf, ed.). Freeman, Cooper, San Francisco (1972).
- [13] Charlesworth B., Lande R. and Slatkin M., A neo-Darwinian commentary on macroevolution. *Evolution* **36**, 474 (1982).
- [14] Shapiro R., *Origins: A Skeptic's Guide to the Creation of Life on Earth*. Summit Books, New York (1986).
- [15] Hoyle F. and Wickramasinghe N. C., *Evolution From Space*. Dent, London (1981).
- [16] Eden M., In *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution* (P. S. Moorhead and M. M. Kaplan, eds.). Wistar Institute Press, Philadelphia (1967).
- [17] Schutzenberger M. P., Algorithms and the Neo-Darwinian theory of evolution. In *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution* (P. S. Moorhead and M. M. Kaplan, eds.). Wistar Institute Press, Philadelphia (1967).
- [18] Kauffman A. S., *The Origins of Order*. Oxford University Press, New York (1993).

Capítulo 2

Modelos de Evolución Biológica

2.1 Introducción

Ampliando un poco la introducción dada en el capítulo anterior, recordemos que Raup [1, 2, 3, 4] observó a través de los registros fósiles que la evolución biológica es intermitente: la mayor parte del tiempo hay poca actividad durante el proceso evolucionario. Sin embargo, esta "quietud" es interrumpida por eventos episódicos en todas las escalas. Hay unos pocos grandes eventos, como la extinción de los dinosaurios, pero también hay un espectro de eventos más pequeños. Gould [5] acuñó el término "equilibrio puntuado" para referirse a esta intermitencia.

Se han propuesto varias explicaciones para dar cuenta de este fenómeno. La mayoría sugiere que los eventos de extinción están provocados por fuerzas externas, como por ejemplo cambios en el nivel del mar [6], pulsos climáticos globales [7], o la caída de meteoritos [8].

Aunque estos argumentos sean todos plausibles, el equilibrio puntuado podría también ser consecuencia de la dinámica interna del sistema biológico, sin necesidad de mecanismos externos que lo disparen.

Esto último es más atractivo desde el punto de vista dinámico, ya que la curva de extinciones (se presume que el grado de actividad evolutiva y el tamaño de los eventos de extinción están estrechamente relacionados, aunque esto no es necesariamente cierto) observada por Raup se ajusta aproximadamente a una ley de potencias,

sugiriendo que tanto los eventos pequeños como los grandes tienen un origen común. Si los grandes eventos fuesen causados por fuerzas externas cataclísmicas (como por ejemplo meteoritos), uno esperaría que el número de grandes eventos no estuviera correlacionado con el de pequeños eventos, sugiriendo mecanismos de origen diferentes.

En los últimos años se han propuesto una variedad de modelos teóricos para tratar de explicar el equilibrio puntuado en términos de la propia dinámica interna del sistema biológico. Sin embargo las investigaciones teóricas se han encontrado con la dificultad de hallar modelos que sean a la vez realistas y matemáticamente tratables.

Actualmente la teoría más atrayente, y tal vez la más exitosa, es la que sugiere que la intermitencia en la evolución biológica es causada por "criticalidad autoorganizada" o "self-organized criticality" (SOC) [9, 10]. Se denomina SOC [11, 12, 13, 14, 15] a la tendencia de algunos sistemas dinámicos abiertos a evolucionar o autoorganizarse hacia un estado "crítico" fuera del equilibrio, caracterizado por avalanchas o explosiones de actividad dinámica en todas las escalas.

En la próxima sección expondremos brevemente algunos de estos modelos. En el resto del capítulo introduciremos un modelo propio y examinaremos algunas características dinámicas y predicciones del mismo.

2.2 Modelos de Evolución Biológica y SOC

2.2.1 Criticalidad Autoorganizada

El fenómeno de SOC parece ser bastante universal y provee un concepto unificador para comportamiento en gran escala en sistemas con muchos grados de libertad. Complementa al concepto de caos, en el cual sistemas simples con un pequeño número de grados de libertad pueden presentar comportamientos muy complejos.

El ejemplo prototípico de SOC es el modelo de la pila de arena [11, 12, 13, 14, 15]. Si vamos agregando granos de arena en una pila existente, se irá incrementando la pendiente de la misma hacia un valor crítico, en el cual el agregado de un grano

adicional producirá un comportamiento impredecible. Si la pila es muy empinada, habrá una sola y gran avalancha que llevará a la pila hacia una forma más aplanada y estable. A partir de allí se irán acumulando los granos localmente de manera de hacer la pila cada vez más empinada. En el modelo original los granos de arena van arrojándose aleatoriamente en diferentes puntos de una grilla cuadrada de longitud L . Cuando una celda de la grilla alcanza una determinada pendiente crítica se produce una avalancha local, expulsándose granos de arena hacia las cuatro celdas adyacentes. Esto a su vez puede hacer que dichos puntos adyacentes también lleguen a la pendiente crítica y, a su vez, continúen con la avalancha recién comenzada. Se observa que el atractor de la dinámica es un estado crítico en el cual las avalanchas pueden tener cualquier tamaño, con una distribución característica que sigue una ley de potencias. La SOC es una propiedad global del sistema.

La propiedad más importante de la SOC es ser robusta con respecto al ruido que se pueda introducir en el sistema o con respecto a modificaciones en el sistema mismo (por ejemplo pequeñas variaciones en las leyes de evolución temporal). Esta condición de ser robusta es necesaria para que la SOC tenga chance de ser relevante como concepto aplicable a sistemas realistas más complejos.

A partir de la introducción del modelo inicial se ha encontrado SOC en los sistemas más diversos. En cuanto a su posible aplicación en biología, notemos la siguiente analogía: al comienzo, cuando la pila está chata, el sistema es equivalente al de muchos granos de arena sin interacción. Los granos individuales no se ven el uno al otro, ya que el movimiento de un grano en un punto no afecta a los granos que se encuentran lejanos. Una vez que el sistema alcanza el estado crítico no podemos hablar de "muchos" granos individuales, sino de una pila de arena en su totalidad, en la cual, el movimiento de granos en una parte, puede afectar a los granos que se encuentren en *cualquier* otra parte. Existen avalanchas globales, a pesar que las reglas de evolución son locales. Similarmente, en biología, la evolución llevó al sistema terrestre desde un sistema de muchas moléculas no interactuantes (en el sentido dado anteriormente) a una biología de especies que interactúan globalmente.

SOC provee un mecanismo general simple para un comportamiento persistente fuera del equilibrio. Las estructuras complejas locales en la pila no son robustas al

cambio, en cambio la pila si lo es. Similarmente, en biología las especies individuales no son robustas, en cambio el ecosistema si lo es. Las especies tratan continuamente de aumentar su grado de adaptación (o fitness) modificando su código genético, pero las avalanchas que se generan por todo el sistema tienden a prevenir dicho aumento.

2.2.2 El Juego de la Vida de Conway

El Juego de la Vida es un autómata celular inventado por John Conway [16], pensado como modelo de una sociedad simple de organismos vivientes. Los mismos viven en una grilla cuadrada bidimensional de $L \times L$, donde cada uno ocupa una celda de la misma. Los mismos pueden encontrarse, o bien en estado de "vivos", o bien en el de "muertos". El estado de cada uno en el tiempo $T+1$ depende del estado de sus ocho vecinos (ubicados arriba, abajo, a la izquierda, a la derecha y en las cuatro esquinas) en el tiempo T . El estado de todas las celdas es actualizado en paralelo. Un determinado organismo permanece vivo siempre que el número de vecinos vivos no sea ni demasiado pequeño ni demasiado grande. Si el número de vecinos es mayor que tres, morirá por superpoblación en el siguiente paso de tiempo; si el número es menor que dos, morirá de soledad. En cada sitio donde existe un individuo muerto nacerá uno nuevo solo si existen exactamente tres vecinos vivos.

Si el sistema se inicia en una configuración al azar de individuos vivos y muertos, al poco tiempo terminará en una configuración estática, con algunas celdas en estados periódicos simples ("titilando"). Si ahora el sistema es perturbado mediante el agregado, o sustracción, al azar de un individuo vivo, se producirá una avalancha de creaciones y extinciones de individuos hasta que eventualmente se llegará nuevamente a un estado estacionario. Repitiendo este mecanismo, una y otra vez, se encuentra que el sistema evoluciona, o se autoorganiza, hacia un estado estacionario crítico en el cual una perturbación puede generar una avalancha de cualquier tamaño. Es decir, la "sociedad" se ha vuelto globalmente conectada.

Si medimos el tamaño de una avalancha contando el número de nacimientos y de muertes que siguen a una sola perturbación, y graficamos la distribución de tamaños en un histograma, comprobaremos que dicha distribución se ajusta muy bien a una ley de potencias. El corte de esta ley para grandes avalanchas depende del tamaño

del sistema. Estas características son las que uno esperaría encontrar si el sistema presentara SOC. El único inconveniente es que la criticalidad del sistema no es robusta ante pequeños cambios en las reglas de evolución (que por otro lado son bastante arbitrarias en el modelo original). Esto es un inconveniente si el sistema pretende de alguna manera modelar la evolución del ecosistema terrestre.

2.2.3 Modelos de Vidrios de Spin Asimétricos

Consideremos una ecología de especies interactuantes. Las propiedades de cada especie están definidas por su código genético, representado por una cadena binaria. El grado de adaptación de la especie, o "fitness", será alguna función de este código. Es importante notar que no estamos hablando de fitness de los individuos, sino de la fitness colectiva de una especie entera, representada por un solo código genético. Esta es una tremenda sobresimplificación en biología. Una especie puede estar solo presente o ausente, y no hay lugar para la variación en el número de individuos que pertenecen a cada especie. La función fitness puede ser imaginada como una superficie rugosa en un espacio multidimensional. La especie trata de mejorar su fitness moviéndose sobre dicha superficie paso a paso, variando sus genes de a uno (o a veces más) por vez. Luego de unos pocos pasos la fitness puede alcanzar un máximo local, en el cual ningún cambio simple puede incrementar la misma. Pueden haber sobre la superficie algunos otros máximos mejores a alguna distancia de este, pero la especie no tiene la manera de alcanzarlos.

Sin embargo, la fitness de cada especie depende no solo de su propio código genético, sino, también, de las propiedades (es decir, del código genético) de otras especies: se trata de una ecología interactiva. En otras palabras, la superficie de fitness de cada especie depende de las demás especies y puede ser deformada por la acción de estas últimas. A medida que una especie trata de incrementar su fitness modificando su código genético, el resto de otras especies hace lo mismo, de forma tal que luego de un cierto período de tiempo la especie original se encuentra evolucionando en una superficie adaptativa completamente nueva (lo mismo le sucede al resto).

En este modelo cada especie tiene un dado número de genes, que pueden estar en

dos estados posibles: cero o uno. Cada gene tiene la posibilidad de modificarse en cierto momento, observando tanto los genes de su propio código como los genes de los códigos de otras especies. El gene se modificará si su cambio produce un aumento en la fitness de su especie, independientemente al cambio en fitness que su modificación produzca en otras especies. Si su cambio disminuye la fitness de su especie, entonces no se modificará.

Las interacciones entre genes son simétricas dentro de cada código, es decir que las interacciones internas pueden ser representadas por un hamiltoniano que debe ser minimizado para obtener un estado estable. Es decir, maximización de la fitness corresponde a minimización de la energía. En contraste, las interacciones con genes de otras especies son asimétricas, además, un cambio puede hacerse independientemente de como afecte a las otras especies. Esta asimetría entre interacciones internas y externas es necesaria para poder evitar que la evolución del ecosistema se detenga en un mínimo local de la energía.

La forma más simple de implementar este modelo es mediante un vidrio de spin asimétrico: los bits individuales del código genético pueden verse como spines magnéticos que sólo pueden tomar valores 1 o -1 e interactúan mediante fuerzas aleatorias. En este modelo la especie i está representada por N spines $T^i = (S_1^i, S_2^i, \dots, S_N^i)$, con $S = \pm 1$. Cada spin S_k^i interactúa con K spines internos y con C spines externos. La fitness de la especie está definida como:

$$F_i = \sum_{\langle i_1, i_2 \rangle} J_{int}(i, i_1, i_2) S_{i_1}^i S_{i_2}^i + \sum_j \sum_{i_1} \sum_{i_2} J_{ext}(i, j, i_1, i_2) S_{i_1}^i S_{i_2}^j$$

El primer término es la fitness interna, las interacciones son no nulas para K pares de spines $\langle i_1, i_2 \rangle$ escogidos al azar dentro de la misma especie. Además se cumple $J_{int}(i, i_1, i_2) = J_{int}(i, i_2, i_1)$. Variando el valor de K podemos variar la "rugosidad" de la superficie adaptativa. El segundo término es la contribución a la fitness proveniente de las otras especies. Cada spin S_k^i interactúa con otros C spines escogidos aleatoriamente entre los de las otras especies. Las interacciones valen cero para spines no interactuantes, y son escogidas aleatoriamente en el intervalo $[-1, 1]$ para spines interactuantes. La asimetría se manifiesta en el hecho de que $J_{ext}(i, j, i_1, i_2) \neq J_{ext}(j, i, i_2, i_1)$. Las interacciones J_{int} y J_{ext} quedan fijas de antemano durante toda la simulación.

El espacio de posibles configuraciones es enorme: para M especies con N genes cada una es 2^{NM} .

El modelo se actualiza en cada paso discreto de tiempo escogiendo un spin al azar y chequeando si una alteración del mismo produce aumento en la fitness de la especie a la que pertenece. Si es así, el cambio se mantiene. Luego se escoge otro spin al azar y se repite el procedimiento. Comenzando de configuraciones iniciales aleatorias, pueden observarse dos tipos de comportamiento: si $C \gg K$, la dinámica nunca llega al reposo. La superficie adaptativa cambia mas rápidamente de lo que tarda la especie en alcanzar el equilibrio. Este estado se denomina caótico. En cambio, si $C \ll K$, el sistema se comporta similarmente a un vidrio de spin: alcanza el reposo en un estado en el que a lo sumo existe una pequeña actividad local donde un reducido número de spines evoluciona en un patrón periódico. Este estado se denomina congelado.

Se ha sugerido que la evolución real se produce en el límite entre los dos estados: al borde del caos. Sin embargo para que ello suceda es necesario sintonizar adecuadamente los parámetros C y K . El sistema no se autoorganiza. Sin embargo, con los parámetros adecuadamente escogidos, el sistema puede alcanzar SOC si procedemos como en el caso anterior del juego de la vida. Es decir, esperar que el sistema se congele, perturbarlo, esperar que nuevamente alcance el equilibrio, etc. Finalmente, luego de un tiempo se producirán avalanchas de todos los tamaños, donde el tamaño de una avalancha se mide como el número de veces que deben modificarse genes hasta volver a alcanzarse el estado congelado (luego de haber sido este último perturbado por una mutación que no incrementaba la fitness). La distribución de avalanchas tiene en este caso forma de ley de potencias, como corresponde a SOC.

2.2.4 Los Modelos NKC

Kauffman y Johnsen introdujeron [10, 17] otra clase de modelos interactivos: la familia de modelos NKC . Esta serie de modelos es muy parecida conceptualmente a la de modelos de vidrios de spin. En este caso, en lugar de tener interacciones bilineales como en los vidrios de spin, la contribución a la función fitness proveniente de cada gene es una función *aleatoria* del estado particular de dicho gene, del estado de otros K genes internos, y del estado de C genes externos. En el capítulo 4 describiremos

con más detalle esta familia de modelos. Por el momento solo es importante aclarar que se ha encontrado que el comportamiento general de los mismos es similar al de los modelos de vidrios de spin.

2.2.5 El Modelo de Per Bak

La intención de este modelo [14, 15] es obtener SOC en forma robusta, aunque para ello debe pagar el precio de sobresimplificar el problema a tratar. Se parte de la suposición de que la mayor parte del tiempo las especies están en un máximo de fitness, siempre pensando el problema como una adaptación sobre una superficie rugosa. Se supone también que las modificaciones en las especies se producen en forma rápida cada vez que se sale de un máximo (debido al movimiento adaptativo de otras especies), lo cual está de acuerdo con el hecho que en los registros fósiles no suelen encontrarse los estados intermedios entre dos especies que evolucionan la una a partir de la otra.

Por ello, cada especie en este modelo solo está caracterizada por un número que representa la altura de la barrera que separa al máximo local de fitness en el que dicha especie se encuentra, de otros máximos mejores. Esta altura de la barrera es una medida aproximada del número de bits, o de la cantidad de código genético que debe ser modificado para poder escapar de dicho máximo. Cuando la fitness es alta, es difícil encontrar un máximo cercano, de forma tal que dichos estados son mas bien estables. Cuando la fitness es baja, es más fácil encontrar un estado cercano mejor, por lo que las barreras son más bajas. Por lo tanto, para cada especie i se considera sólo la barrera más pequeña B_i . Las barreras son una medida de estabilidad. El salto a través de una barrera se interpreta como la sustitución de una especie por una nueva en el nicho ecológico.

En el modelo se intentan representar las principales características de la co-evolución de la siguiente manera: i) Se ordenan N especies en una línea unidimensional con condiciones de borde periódicas. ii) A cada especie se le asigna una barrera B_i en forma aleatoria con distribución uniforme en el intervalo $[0, 1]$. iii) En cada paso de tiempo la ecología se actualiza escogiendo el sitio con la barrera más baja y mutándolo con la asignación de un nuevo valor al azar para dicha barrera. iv) Se

modifican las superficies adaptativas de los dos vecinos a la especie que se acaba de modificar, asignándoles nuevos valores al azar a sus correspondientes barreras.

Nótese que en lugar de representar a las especies explícitamente en términos de su código genético, se está trabajando solo con la fitness resultante, asumiendo que cualquier movimiento adaptativo simplemente conduce a una nueva fitness aleatoria. Al comienzo de la simulación los eventos consecutivos están poco correlacionados en el espacio, pero, a medida que las alturas de las barreras se incrementan, se vuelve más probable que los vecinos de especies que acaban de mutar espontáneamente, a su vez, muten espontáneamente. Los eventos se vuelven correlacionados. Luego de un período transitorio extendido, la distribución de barreras se vuelve estacionaria (aunque lejos del estado "ideal" en donde todas valen uno). Este estado no depende de la distribución inicial, por lo tanto es autoorganizado. Todas las mutaciones resultan suceder en especies con barreras por debajo de un valor crítico $B_C = 0.67$. Pueden definirse toda una jerarquía de avalanchas, donde una avalancha se define como el número de subsecuentes mutaciones por debajo de cierto umbral $B_U < B_C$. Se encuentra que para valores de B_U cercanos a B_C la distribución de tamaños de avalanchas sigue una ley de potencias. También siguen una ley de potencias la distribución de distancias entre subsecuentes mutaciones y la distribución de tiempos de vida de las especies (definida esta última en forma adecuada). El sistema presenta SOC.

Por último, es interesante señalar que se han estudiado varias versiones de este modelo, en diferentes dimensiones, con conexiones aleatorias, con otros tipos de interacciones, con otras formas de modificar las barreras. En todos los casos se ha encontrado SOC, es decir que dicho comportamiento es robusto en este modelo.

2.2.6 Resumen

Los primeros modelos matemáticos simples de evolución, como el Juego de la Vida de Conway, son muy poco realistas y muy poco robustos [9] como para sacar conclusiones sobre la evolución real. Posteriormente, Kauffman and Johnsen [10] estudiaron modelos más elaborados denominados "NKC" donde las especies evolucionaban al borde de la criticalidad, con períodos de calma interrumpidos por avalanchas evolutivas.

Sin embargo, estos modelos no se autoorganizan: *es necesario retocar externamente al sistema para poder obtener un comportamiento crítico* [18, 13]. Mas tarde, Bak et al. [14, 15] propusieron e investigaron un modelo de evolución biológica que se autoorganizaba hacia un estado crítico estacionario, aunque el mismo es demasiado simple para permitir conjeturas acerca de la biología terrestre. A pesar de todo dicho modelo exhibe equilibrio puntuado y debe ser visto como un avance importante en nuestra comprensión de los fenómenos evolutivos.

Vemos entonces que, por un lado, los modelos "realistas" requieren un retoque externo para ser capaces de exhibir SOC, mientras que, por otro lado, uno obtiene SOC en forma robusta sólo en modelos demasiado simples. Dicha situación motiva la búsqueda de modelos biológicos más realistas que se autoorganicen sin intervención externa.

2.3 Nuestro Modelo

2.3.1 Introducción

En el presente capítulo presentamos un modelo que trata con varias especies interactuantes. Lo importante de este nuevo modelo es que la dinámica del mismo evoluciona en forma natural hacia un estado crítico que presenta claramente equilibrio puntuado sin necesidad de intervención externa. Por supuesto, éste es también un modelo simple, pero contiene rasgos asociados con la evolución biológica real. Además, presenta características generales que lo hacen fácilmente modificable para la introducción o agregado de ingredientes más realistas. Finalmente, podemos agregar que el nivel de descripción es conceptualmente diferente del de aquellos modelos pioneros anteriormente citados.

2.3.2 El Modelo

Trataremos con M especies biológicas interactuantes diferentes, cada una de las cuales está representada por un vector en \mathcal{R}^N . Las componentes V_α^i de \vec{V}^i representan diferentes rasgos fenotípicos (α, β, \dots) que serán afectados y modificados por el proceso

evolutivo. El grado de adaptación de la especie i al ecosistema está representado por una cantidad F_i , denominada su "fitness":

$$F_i = \sum_j^M \sum_{\alpha\beta}^N g_{\alpha\beta}^{ij} V_\alpha^i V_\beta^j + \sum_\gamma^N V_\gamma^i A_\gamma^i \quad i = 1, \dots, M, \quad (2.1)$$

donde la hiper-matriz $g_{\alpha\beta}^{ij}$ representa los detalles de la interacción entre especies y, el segundo sumando del lado derecho, representa la influencia del medio físico externo (ver más adelante).

Supondremos además que $g_{\alpha\beta}^{ij} = -g_{\beta\alpha}^{ji}$. Esta es una suposición razonable debido a que si el rasgo α de la especie i le otorga a la misma una ventaja competitiva con respecto al rasgo β de la especie j , este último le da a la especie j una desventaja competitiva con respecto a la primera (simbiosis excluida, aunque la introduciremos más adelante). La matriz A_γ^i representa la influencia ambiental (tal como clima, geografía, etc) sobre el rasgo γ de la especie i . Notar la fuerte similaridad del lado derecho de la ecuación anterior con el correspondiente al de las ecuaciones de la dinámica de poblaciones N_i de M especies interactuantes de Volterra [19] :

$$\frac{dN_i}{dt} = \sum_{j=1}^M A^i N_i + g^{ij} N_i N_j, \quad (2.2)$$

aunque en este caso por supuesto los símbolos tienen diferente significado (que no expondremos aquí).

Las componentes de \vec{V}^i deben necesariamente exhibir cierto grado de correlación, dado que los genes están relacionados con varios rasgos fenotípicos simultáneamente. Representaremos esta correlación mediante un mapeo entre un grupo de $k+1$ parámetros reales y cada una de dichas componentes, o sea:

$$f_\beta : a_0^i, \dots, a_k^i \longrightarrow V_\beta^i, \quad (2.3)$$

esto es

$$V_\beta^i = f_\beta(a_0^i, \dots, a_k^i), \quad (2.4)$$

donde f_β es una función arbitraria. De hecho, el conjunto a_0^i, \dots, a_k^i define a la especie i . Como resultado de las mutaciones biológicas, estos parámetros podrán variar en

el tiempo. La familia de estos M conjuntos de parámetros puede denominarse la *configuración* del sistema.

La diferencia conceptual entre los a y los V debe ser enfatizada. Las componentes de V representan diferentes rasgos fenotípicos de la especie que dicho vector representa. Estos rasgos están correlacionados via los a , en la manera antes descrita. Los cambios genéticos, aquí representados mediante cambios en los a , generan el proceso evolutivo. Las correlaciones antes mencionadas constituyen un ingrediente esencial del modelo. Sin las mismas, una dada especie podría (eventualmente) alcanzar, luego de una serie apropiada de mutaciones, *cualquier* característica fenotípica imaginable. Tal como vimos en el capítulo anterior, esto no es lo que sucede en la naturaleza. Podemos citar dos ejemplos interesantes [20, 21]:

i) Supongamos que un crustáceo pudiera reducir el peso de su caparazón, de forma tal de obtener mayor chance para escapar de algún predador veloz. Sin embargo, un caparazón más liviana y más delgada, también disminuiría su *resistencia* a otros predadores. Debe alcanzarse un compromiso (conflicto de diseño), el cual dará lugar a una correlación. Denominadas "selecciones estabilizantes", estas correlaciones fenotípicas pueden, en principio, evitar que una especie continúe evolucionando: no pueden variar en ninguna dirección debido a que la variación en una dirección tiene implicaciones para sus otras funciones competitivas. Dos de las características diferentes del crustáceo, velocidad y dureza del caparazón, deben cambiar *juntas*, debido a que dependen de genes en común. Si bien uno podría imaginar cambios que resulten beneficiosos para ambas características, estos en general resultarían muy raros. Este es un ejemplo de correlación "funcional", es decir que en principio deriva de una oposición casi inevitable entre diferentes funciones. En el ejemplo siguiente la correlación es de tipo "contingente", es decir, que proviene por casualidad, sin implicación lógica, debido al hecho de que en general un gene influye en varias características en principio independientes.

ii) El ejemplo que citaremos aquí muestra también cuán difícil es modificar una característica sin afectar otras simultáneamente. Consideremos el gene *period* en la mosca de la fruta *Drosophila Melanogaster* [21], cuya mutación afecta no solo los ritmos circadianos de la misma (los ciclos temporales que alternan el sueño y la

vigilia), característicos de la mayor parte de los seres vivos, sino que, también, altera el ritmo de la canción de cortejo y, por lo tanto, la rutina global de cortejo y su eficacia.

Resumiendo, los cambios en nuestros a 's deben ser entendidos como el reflejo de modificaciones genéticas no correlacionadas (cambios en una o más bases, en uno o mas genes), mientras que cambios en los V 's representan las modificaciones fenotípicas concomitantes que, en un mayor o menor grado, estarán mutuamente correlacionadas. Los a 's no representan el código genético en si mismo, sino sólo las correlaciones introducidas por su existencia.

La evolución temporal de nuestro sistema se produce de la siguiente manera: comenzamos con una configuración inicial arbitraria (los a son escogidos al azar en el intervalo $[-1, 1]$) y, con el fin de imitar el efecto de las mutaciones, en cada paso de tiempo de una serie de pasos temporales discretos modificamos ligeramente los a_i para la especie l . Tanto l como las modificaciones de los a_i son escogidos al azar. Imponemos, además, la condición $|\vec{V}^i| = 1$ para evitar un incremento irrestricto de $|\vec{V}^i|$ con el tiempo.

Una mutación particular (cambio en un dado a_i) es aceptada si la misma produce un incremento en la fitness correspondiente a dicha especie, o sea: si como consecuencia de dicha mutación F_i crece. En este caso, los cambios en a son retenidos. En caso contrario, los cambios son descartados y los a retoman su valor anterior.

Estudios numéricos extensivos sugieren que dicho sistema nunca alcanza una situación de equilibrio, un hecho que parece surgir de la antisimetría de g^{ij} [22]. Por razones de simplicidad el número de especies M se mantiene constante. Sin embargo, dado que los rasgos fenotípicos de cada especie están en un estado continuo de cambios, podemos decir que ocurre una considerable cantidad de "actividad evolutiva", que cuantificaremos en referencia al movimiento de un "centro de masas" del ecosistema:

$$\vec{X}_{CM} = \sum_{i=1}^M \vec{V}^i \quad (2.5)$$

cuyo valor se calcula cada una dada cantidad de pasos de tiempo.

Definimos la "actividad evolutiva" (EA) de la siguiente manera:

$$EA = |\delta_t \overrightarrow{X_{CM}}|^2, \quad (2.6)$$

donde δ_t significa "variación en t intervalos de tiempo" (en este trabajo elegiremos este número igual a mil).

Una especie se transforma en extinta cuando acumula una sucesión de cambios que superan cierta magnitud. Mas específicamente, cada vez que el vector \overrightarrow{V}^i se desplaza en \mathcal{R}^N una distancia mayor que un dado umbral D_t .

A los efectos de simplificar los cálculos, hemos escogido: i) La hiper matriz de la forma

$$g_{\alpha\beta}^{ij} = k_{ij} \delta_{\alpha\beta}, \quad (2.7)$$

y ii) $A_\gamma^i = 0$. Esta última elección es más que un modo de simplificar las cosas, dado que tenemos el interés de demostrar que las principales facetas de la evolución biológica que trata de simular nuestro modelo tienen un *origen dinámico intrínseco*, es decir, que las influencias ambientales no necesitan ser invocadas.

En este caso, (2.1) se reduce a:

$$F_i = \sum_{j=1}^M k_{ij} \overrightarrow{V}^i \cdot \overrightarrow{V}^j \quad ; i = 1, \dots, M, \quad (2.8)$$

donde $k_{ij} = -k_{ji}$. Los k_{ij} son escogidos aleatoriamente dentro del intervalo $[-1, 1]$ (para $i < j$) y se mantienen constantes a través de toda la simulación. A pesar de estas simplificaciones, el modelo genera una dinámica suficientemente compleja, la cual permite explicar importantes detalles observados a través de los registros fósiles.

Las "funciones de correlación" antes mencionadas pueden escogerse de una forma simple, como polinomios de grado k .

$$f_\beta = \sum_{n=0}^k a_n x^n, \quad x = \beta/N \quad (2.9)$$

de forma tal que

$$V_\beta^i = \frac{\sum_{n=0}^k a_n^i (\beta/N)^n}{\sqrt{\sum_\beta \sum_{n,m=0}^k a_m^i a_n^i (\beta/N)^{n+m}}} \quad (2.10)$$

2.3.3 Resultados

Expondremos ahora algunos de los resultados básicos asociados con este modelo. La figura 1a representa la “actividad evolutiva”, representada por la distancia que se desplazó el vector X_{CM} en intervalos regulares de tiempo. En este caso hemos tomado $M = 17$, $N = 7$ y $f(x)$ un polinomio de segundo grado. El intervalo de tiempo considerado fué de 1000 pasos de tiempo individuales (tamaño escogido en forma arbitraria). La figura 1a se asemeja notablemente a la curva de extinciones de Sepkosky [4], obtenida mediante un cuidadoso estudio de los registros fósiles (que puede observarse en la figura 1b).

Un resultado sugestivo y más cuantitativo puede obtenerse construyendo un histograma con los datos de la figura 1a (esto se observa en la figura 2). Estudiando los datos de extinciones en 106 intervalos de alrededor de 5 millones de años cada uno, Raup concluyó que la correspondiente distribución sigue una ley de potencias [2]. Vemos en la figura 2 que los datos de nuestro modelo también están bien representados mediante una ley de potencias. La pendiente β de dicha recta no puede ser comparada directamente con la correspondiente de Raup, debido a que la nuestra es una distribución continua (de la forma $P(D)dD \propto D^{-\alpha}$) y no una discreta (número de especies extinguidas). Nuestro β es una función tanto de α como de n , el número de intervalos del histograma. Esta compleja relación entre α , β y n es causa de grandes errores en la estimación de α . En el caso de la figura 2 tenemos $\alpha \simeq 0.6$.

Observemos ahora la actividad evolutiva vs. tiempo, pero para una sola especie. Esto se muestra en la figura 3. Vemos que presenta claramente equilibrio puntuado: largos períodos de pasividad interrumpidos por súbitas explosiones de actividad, las cuales juegan el rol de las avalanchas observadas en el modelo de Per Bak [14]. Los mismos resultados se encuentran independientemente de los valores particulares que se escojan para M o N .

En nuestro modelo las especies se extinguen a medida que se van acumulando cambios en las mismas debido a las mutaciones. Como se explicó anteriormente, una especie será vista como extinta cada vez que el vector \vec{V}^i se desplace en \mathcal{R}^N una distancia mayor que un dado valor umbral D_i . Este umbral puede ser, en principio, arbitrariamente elegido. Una adecuada elección, sin embargo, sería elegirlo del orden

de la mayor de las distancias que se haya desplazado cualquiera de los vectores \vec{V}^i en una unidad de tiempo. D_t no puede ser ni muy pequeño (todas las especies se extinguirían rápidamente) ni muy grande (muy pocas especies se extinguirían durante toda la simulación). Nos hemos asegurado que nuestros resultados sean robustos ante cambios en D_t alrededor del valor escogido. Cuando una especie se extingue, el vector que la representaba es conservado dentro de la simulación como una nueva especie.

Podemos entonces estudiar la distribución de tiempos de vida. Esto se muestra en la figura 4. Vemos que se ajusta bien a una ley de potencias, en concordancia con lo observado por Raup *et al.* [1, 2, 3, 4] en base a registros fósiles.

Observemos ahora que sucede si ignoramos la competencia Darwiniana. Es decir, supongamos ahora que todas las mutaciones son retenidas, independientemente de si resultan beneficiosas o no. Las figuras 5 a 7 muestran los resultados correspondientes. Ya no se observa equilibrio puntuado ni se obtienen leyes de potencia. La dinámica asociada puede ser considerada como considerablemente "mas pobre". Esto muestra que la competencia Darwiniana es un factor fundamental en la dinámica del modelo. La competencia por si misma es capaz de modificar la dinámica del sistema, de forma tal de hacerle presentar muchos de los rasgos principales observados en la macroevolución biológica real.

Más adelante, cuando estudiemos en detalle la dinámica del modelo, comprenderemos el porqué de esta modificación fundamental.

2.3.4 Discusión

Hemos presentado un modelo extremadamente simple de coevolución biológica competitiva, capaz de exhibir una dinámica extremadamente rica, lo suficientemente compleja como para reproducir (al menos de una forma superficial) *algunas* facetas de la evolución biológica real. En base a este modelo uno puede concluir que *dichas* facetas pueden ser explicadas sin necesidad de recurrir a eventos catastróficos. En la figura 1 se muestra que la evolución hacia un estado crítico procede de una manera mas bien rápida.

Nuestro modelo puede ser visto como más "realista" que aquel de Bak *et al.* [14]. Su principal ventaja, respecto a este último, reside en el hecho de que la interacción entre especies recibe un tratamiento mucho más detallado: la especie A es capaz de responder en forma gradual a cambios que afectan a la especie B, y los efectos de segundo orden que se originan de esta interacción, y que afectan a *otras* especies (C, D, ...), también son tenidos en cuenta. Se origina así una cadena de cambios que tiene lugar dentro de la escala de tiempos en la cual B está cambiando. En otras palabras, en nuestro modelo las "acciones" (modificaciones en los rasgos de una dada especie debido a la evolución biológica) y las "reacciones" (cambios concomitantes en las restantes especies) tienen lugar casi simultáneamente, que no es el caso del modelo de [14].

Esta diferencia entre ambos modelos debe ser atribuida a las diferentes escalas de tiempo (TS) que en los mismos se tienen en cuenta. En [14] la TS considerada es aquella en la cual una dada especie sufre modificaciones drásticas, mientras que en nuestro caso la TS permite la descripción de pequeñas modificaciones.

Nuestro modelo difiere, en una manera fundamental, de los otros modelos previos que predicen curvas de extinciones, como por ejemplo: El Juego de la Vida [9], los modelos NKC de Kauffman y Johnsen [10], los modelos de vidrios de spin asimétricos [18] o el modelo de Bak *et al.* [14, 15]. En todos estos modelos las ecuaciones de evolución responden básicamente al mismo procedimiento: (i) Dejar evolucionar al sistema hasta que el mismo alcance un estado congelado. (ii) Luego que llegó al reposo, perturbar al mismo mediante una mutación simple al azar (que no incrementará la fitness de la especie correspondiente). Esto induce a una avalancha coevolutiva, más bien pequeña en el comienzo. Cuando el sistema se detiene nuevamente, repetir el paso (ii). Luego de un tiempo, el sistema es bombeado hacia un estado congelado de "equilibrio", en el cual si agregamos una mutación puede sucederse una avalancha de cualquier tamaño.

En nuestro modelo no podemos hablar propiamente de avalanchas sino más bien de súbitas explosiones de actividad coevolutiva. Pero en este caso, dichas explosiones *no son el producto de perturbaciones de un estado de equilibrio*, sino que provienen de la dinámica intrínseca del sistema.

Resumiendo, nuestro modelo difiere marcadamente de los anteriores en sus aspectos dinámicos.

2.3.5 Otros Resultados

En primer lugar, queremos verificar si la dinámica resultante es "robusta" ante pequeños cambios en la función de correlación f . Por ejemplo, si reemplazamos la ecuación (2.9) por

$$f_{\beta} = \sum_{n=0}^k \left(a_n \frac{\beta}{N} \right)^n, \quad (2.11)$$

No se detectan cambios significativos en la dinámica. Eso puede apreciarse en la figura 8 que muestra actividad evolutiva versus tiempo para $M=25$, $N=7$, and $k=5$. Nuevamente hemos considerado como unidad de tiempo a mil pasos individuales. La curva es cualitativamente similar a la encontrada anteriormente (Fig.1) y a la curva de extinciones de Sepkosky, obtenida en base a los registros fósiles [4]. Un análisis más detallado del sistema de la figura 8 muestra que las distribuciones de actividad evolutiva y de tiempos de vida también siguen siendo leyes de potencia.

Las leyes de potencia son típicas del estado crítico autoorganizado (SOC) encontrado en los modelos anteriormente citados [14, 15]. El hecho de que ambos, los tiempos de vida de las especies y el número de extinciones, sigan leyes de potencias, es visto, en general, como evidencia de estado crítico. Sin embargo, *esto no es necesariamente así*, como veremos en el próximo capítulo.

Por el momento, observemos una importante diferencia entre nuestro modelo y los anteriores, relacionada con el punto anterior. Esta diferencia se vuelve evidente si graficamos el número de mutaciones "aceptadas" (benéficas) versus tiempo para la serie de la figura 8. Contrariamente a lo que sucede en [14, 15], en nuestro caso el número de mutaciones beneficiosas *no aumenta durante los períodos de actividad biológica frenética* (es decir, de mayores cambios morfológicos). Se mantiene aproximadamente constante en el tiempo, con fluctuaciones al azar alrededor de este valor medio. Esto se ilustra en la figura 9. Es importante remarcar que, hasta donde

sabemos, ningun otro modelo es capaz de exhibir cuantitativamente dicho comportamiento.

2.3.6 Medio Ambiente y Simbiosis

En esta sección nos interesa investigar hasta que punto algunas características adicionales que existen e influyen en la evolución biológica y, hasta ahora, no estudiadas por nosotros, tales como la simbiosis y los efectos del medio ambiente físico externo variable, influyen en nuestro modelo.

Medio Ambiente Físico Externo

Si denominamos Y al módulo del vector \vec{A}^i que representa la influencia del medio ambiente físico externo sobre la especie i (por simplicidad escogeremos Y constante para todas las especies), está claro que $Y = 0$, como escogimos en la primera parte de este trabajo, representa una influencia nula del medio ambiente físico externo. Por otro lado, a medida que Y crece, esta influencia se volverá cada vez mas importante. Introduciremos aquí el parámetro C , que nos dará la fracción de k_{ij} 's que no se anulan.

Cuando la influencia del medio ambiente físico externo es muy fuerte y constante), observamos que la dinámica del sistema se comporta de la siguiente manera: el ecosistema, luego de un relativamente breve período de tiempo, alcanza un estado de "equilibrio", luego del cual no se detectan mas explosiones súbitas de actividad evolutiva. Esto se comprende fácilmente: el "empuje" ambiental sobre una especie dada es mucho mayor que la influencia debida a todas las demás especies. Una vez que dicha especie se vuelve bien adaptada al medio ambiente externo, sólo podrá experimentar cambios menores, pequeñas fluctuaciones alrededor del estado óptimo, que deben ser atribuidas a las interacciones con el resto de las especies.

En las figuras 10 y 11 podemos apreciar dichos resultados ($Y = 100$, $M = 25$, $N = 17$, $K = 5$, and $C = 0.5$). La figura 10 muestra actividad evolutiva versus tiempo. Observamos en este caso un comportamiento muy diferente al de la figura 1. Inicialmente, el patrón de actividad se asemeja al observado en la figura 1, pero, sin embargo, a medida que el tiempo avanza, la amplitud media decrece. Finalmente,

solo se experimentarán fluctuaciones despreciables.

Para valores de tiempo pequeños, la distribución de actividades evolutivas sigue una ley de potencias, al igual que antes. Esto se puede apreciar en la figura 11. Sin embargo, en la región de pequeñas fluctuaciones, la distribución se asemeja a una gaussiana, lo cual muestra que la dinámica del sistema ha cambiado *cualitativamente*.

Las razones subyacentes a este cambio de comportamiento en la actividad evolutiva global, pueden entenderse mejor si observamos el comportamiento temporal del número de mutaciones beneficiosas N_b (Fig. 12). N_b es el número de mutaciones aceptadas por una dada especie en un número arbitrario de pasos de tiempo (en este caso 1000), y son beneficiosas en el sentido de que producen un incremento en la fitness.

Recordemos (figura 9) que cuando todos los A_γ^i se anulan, el valor medio de N_b permanece constante (es independiente de t). Sin embargo, en el caso que estamos tratando ahora, N_b disminuye rápidamente con t , hasta alcanzar valores despreciables, una indicación clara de que el proceso evolutivo se ha detenido. Un acoplamiento fuerte con el medio ambiente físico externo (grandes valores de Y) empujan al ecosistema hacia una situación de "equilibrio". Las interacciones interespecies pueden dar lugar solamente a pequeñas fluctuaciones alrededor de este estado particular.

Para valores de Y mas pequeños que los discutidos arriba, la situación general es cualitativamente semejante. La única diferencia puede encontrarse en el hecho de que las fluctuaciones alrededor del estado de equilibrio adquieren mayores amplitudes. A medida que decrece Y aumenta N_b .

Sin embargo, en la naturaleza el medio ambiente físico externo no permanece constante (especialmente si estamos hablando de escalas de tiempo geológicas). Podemos simular esto permitiendo a los \vec{A}^i variar en el tiempo. Para variaciones temporales modestas (los \vec{A}^i se consideran funciones continuas del tiempo) el comportamiento básico no varía demasiado del recién descrito (\vec{A}^i independiente de t).

Si hacemos que la dependencia temporal de los \vec{A}^i sea tal que estos observen fuertes y repetidas oscilaciones al azar, entonces ya no se alcanzará un estado de equilibrio. En este caso la distribución de actividades evolutivas muestra (ver figura 13a) una pequeña concavidad hacia abajo que se asemeja a la observada en la curva original

de Raup [2, 17] (figura 13b). En ambos casos se observa una pequeña desviación a una ley de potencias.

A lo largo del tiempo se han sucedido sobre la Tierra grandes cambios climáticos, debidos a la yuxtaposición de de varios efectos, tales como la precesión de los equinoccios, precesión del perihelio, cambios en la excentricidad de la órbita terrestre, etc. Incluso si cada efecto individual fuera de carácter periódico, la superposición de todos ellos puede volverse no periódica sobre mayores períodos de tiempo, de manera tal que nuestras suposiciones al modelar el sistema de la figura 13a no son de una naturaleza tan extrema como uno puede tender a pensar en un primer momento.

Debemos señalar también que, tal como uno esperaría, a medida que hacemos que Y se vuelva más pequeña la distribución de la figura 13a se acerca cada vez más a una ley de potencias.

Conclusiones

Podemos concluir que las características esenciales de nuestro modelo permanecen inalteradas al introducir los efectos del medio ambiente físico externo. La distribución de actividades evolutivas continúa siendo una ley de potencias, con solo pequeñas desviaciones que tienden a ponerla en mejor acuerdo con los resultados obtenidos a través de los registros fósiles. Esta robustez en la distribución de ley de potencias tiende a dar soporte a la idea de que el equilibrio puntuado es un efecto puramente dinámico. No se necesitan eventos externos catastróficos para obtener dicho comportamiento.

Sin embargo, es necesario remarcar que la introducción de los efectos ambientales tiende a mejorar el acuerdo con los registros fósiles, como antes expusimos. El modelo parece capaz de integrar suavemente estos efectos externos en una visión dinámica integrada: el ecosistema resultante da como resultado una distribución de ley de potencias levemente deformada como resultado de ambas: interacción entre especies, e interacción con el medio ambiente físico externo.

Que dicha integración sea posible no es un hecho trivial, ya que, debido a la suavidad de la curva de distribución observada en todas las escalas (revelada a través de

los registros fósiles), se ha argumentado que debe haber *sólo un* mecanismo responsable para dicha distribución (ya sea influencias externas o la propia dinámica interna del sistema). Sin embargo hemos visto aquí que ambos mecanismos pueden trabajar juntos en todas las escalas.

Simbiosis

Para estar en posición de poder tratar con interacciones simbióticas y/o parasitarias, necesitamos eliminar la restricción de antisimetría para la matriz k . Esta matriz debe ser de un carácter mas general, y una forma simple de remover el requisito de antisimetría es la de elegir aleatoriamente los elementos de la matriz k_{ij} en el intervalo $[0, 1]$. Impondremos $Y = 0$ para poder focalizar nuestra atención en los efectos simbióticos, y desacoplarlos así de las influencias del medio ambiente físico externo anteriormente estudiadas.

Recordemos que para matrices k antisimétricas el número de mutaciones benéficas N_b es relativamente constante, oscilando solo alrededor de un valor medio. Veamos que sucede con el comportamiento temporal de N_b en las presentes circunstancias. En la figura 14 observamos el caso $M = 25$, $N = 17$, $K = 5$, y $C = 0.5$. Vemos que se producen grandes fluctuaciones. Este comportamiento fluctuante nos conduce a recordar ciertas hipótesis que manejan los biólogos sobre el origen del equilibrio puntuado. Como vimos en el capítulo 1, uno de los problemas clave en biología es como producir comportamiento puntuado. Uno de los argumentos [20] dice que las especies quedan atrapadas en lo que se denomina una llave adaptativa, o gridlock. Denominado selección estabilizante, este gridlock puede en principio evitar que una especie continúe evolucionando: no puede variar en ninguna dirección debido a que la variación en una dirección tiene implicaciones para sus otras funciones competitivas. La selección empuja entonces a la especie desde diferentes direcciones. Ya vimos un ejemplo de esto cuando presentamos el modelo, donde dimos el ejemplo relativo al crustáceo.

De esta forma, la especie puede permanecer sin cambios durante millones de años

hasta que una pequeña población, aislada en un nuevo entorno, rápidamente evoluciona hacia una nueva especie. Este es el argumento dado por los biólogos. Sin embargo en nuestro modelo la simbiosis permite este mecanismo predicho teóricamente, pero *sin el requisito de aislamiento geográfico*.

Por supuesto, en nuestro modelo original no necesitábamos de este mecanismo para generar un comportamiento puntuado. El origen dinámico del equilibrio puntuado en dicho caso será estudiado en el próximo capítulo. Sin embargo, el hecho interesante es que a medida que enriquecemos el modelo observamos *nuevos* mecanismos que contribuyen a "puntuar" la dinámica, algunos de los cuales ya habían sido predichos teóricamente por los biólogos, aunque no (hasta donde sabemos) avalados por resultados de experimentos numéricos de la naturaleza de los presentados aquí.

Otro hecho interesante a destacar es que tales mecanismos pueden coexistir, sin ser de un carácter mutuamente excluyente, es decir, ninguno de ellos en particular tiene toda la responsabilidad en el fenómeno de "puntuación".

Al igual que el medio ambiente físico externo, la simbiosis también afecta la distribución de actividades evolutivas. Las modificaciones correspondientes implican pequeñas desviaciones de la ley de potencias cualitativamente similares a las observadas en la figura 13a. En este sentido, la simbiosis juega un rol similar al del medio ambiente físico externo (deformar las distribuciones de ley de potencias de forma de dar a la curva asociada un aspecto más "realista").

Discutamos ahora los efectos de la simbiosis sobre la evolución de la fitness promedio (sobre las diferentes especies), que denominaremos $F_{average}$. Es fácil demostrar que para el caso original con $Y = 0$, $F_{average}$ se anula para todo tiempo, como consecuencia directa de la antisimetría de la matriz k . En el caso presente (ver curva sólida de la figura 15) $F_{average}$ crece con t , hasta alcanzar un plateau (positivo). A partir de aquí, aparecen fluctuaciones de diferente magnitud. La curva sólida de la figura 15 corresponde a los elementos de k seleccionados al azar en $[-1, 1]$, como se explicó antes. En cambio la curva punteada corresponde a una matriz k *simétrica*.

Una matriz k simétrica representa el caso extremo de un sistema "totalmente simbiótico". Vemos de la figura 15 que la simbiosis permite una mejor disposición adaptativa de todo el ecosistema, como predijeron Maturana and Varela [23]. Este

sistema totalmente simbiótico vuelve a nuestro sistema "biológico" análogo a un vidrio de spin (aunque con una ley de evolución temporal diferente, por supuesto).

En la figura 16 mostramos la evolución temporal N_b para este sistema. En la misma podemos apreciar el hecho de que en este caso se alcanza rápidamente un estado de equilibrio (mínimo local de la energía del sistema) en el cual el sistema se congela. Esto puede ser visto como un efecto exagerado del mecanismo gridlock antes mencionado. Debe señalarse que la distribución de actividades evolutivas no sigue una ley de potencias en la zona congelada. También es importante señalar que todos los resultados previos no parecen depender fuertemente de M, N, K o C .

Conclusiones

Hemos visto que la simbiosis es importante, ya que modifica la distribución de ley de potencias, lo que aumenta las características realistas del modelo [23]. La versión original del modelo estaba caracterizada por un número casi constante de mutaciones beneficiosas N_b con t . La introducción de mecanismos simbióticos altera esta visión y da soporte numérico a especulaciones anteriores [20] relativas a la existencia de un mecanismo gridlock, el cual asume que las especies evolucionan rápidamente, pero solo en aislamiento geográfico (como ejemplo tenemos el caso de las islas Galápagos).

En este modelo la simbiosis enriquece la dinámica del mismo de forma tal de incorporar este gridlock, aunque luego de un tiempo, la especie puede escapar del mismo, incluso en la presencia de otras especies competitivas y sin necesidad de aislamiento geográfico.

FIGURAS

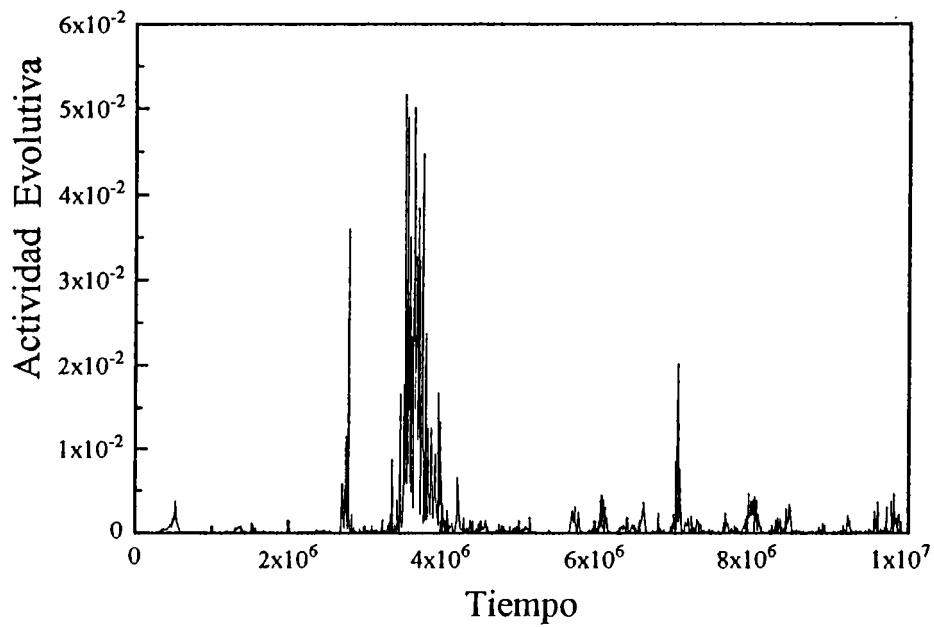


Figura 1a: Actividad evolutiva global (unidades arbitrarias) para $M = 17$ y $N = 7$. Cada punto representa la distancia recorrida por el centro de masas del sistema en 1000 intervalos de tiempo.

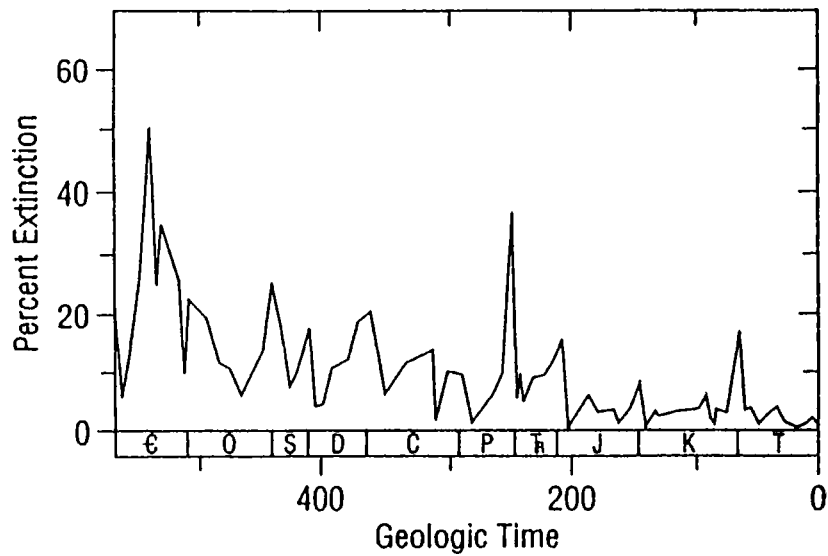


Figura 1b: Evolución temporal de las extinciones registradas en los últimos 600 millones de años debida a J. Sepkosky. La ordenada muestra estimaciones del porcentaje de especies extinguidas dentro de un intervalo de 5 millones de años.

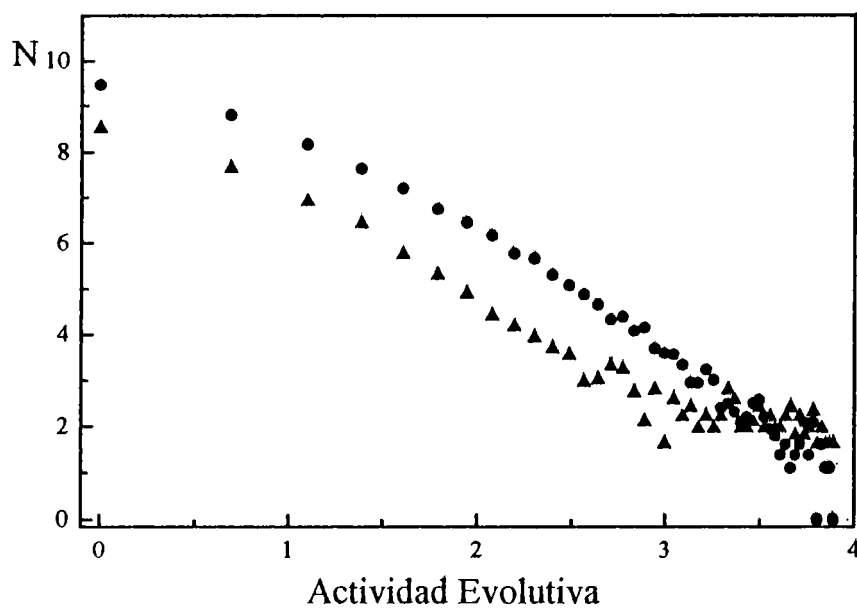


Figura 2: Histograma construido con los datos de la figura 1 (curva inferior). El gráfico log-log muestra claramente que se obedece una ley de potencias. La curva superior corresponde al caso $M = 50$ y $N = 10$.

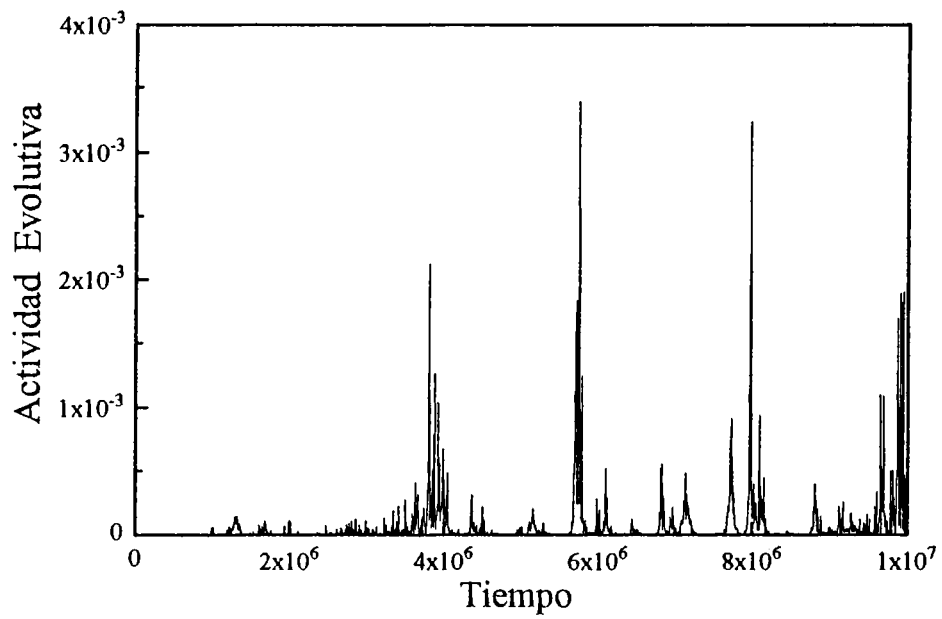


Figura 3: Actividad evolutiva para una sola especie (unidades arbitrarias). Los datos pertenecen a la misma simulación de la figura 1. Se observa claramente equilibrio puntuado.

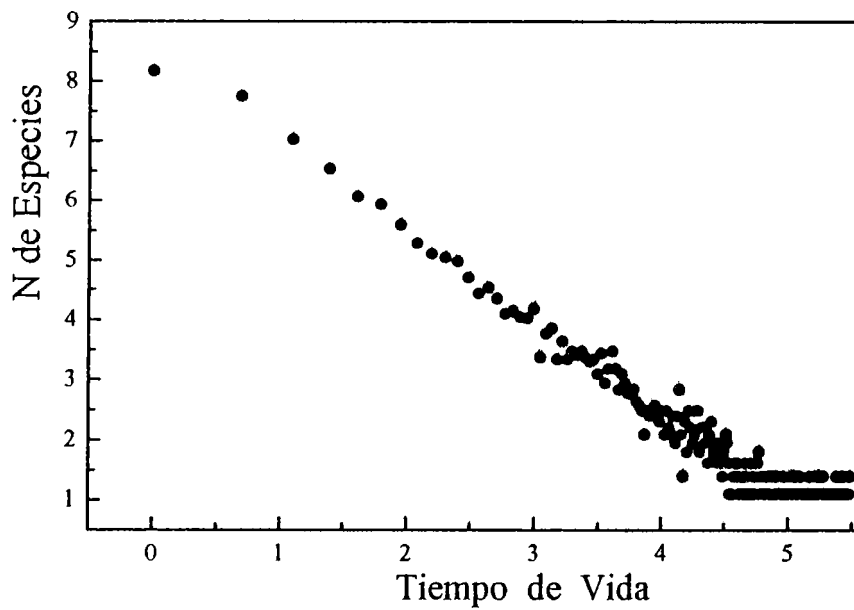


Figura 4: Distribución de tiempos de vida de las especies (unidades temporales arbitrarias) para $M = 25$, $N = 7$. El gráfico log-log permite apreciar fácilmente que se cumple una ley de potencias.

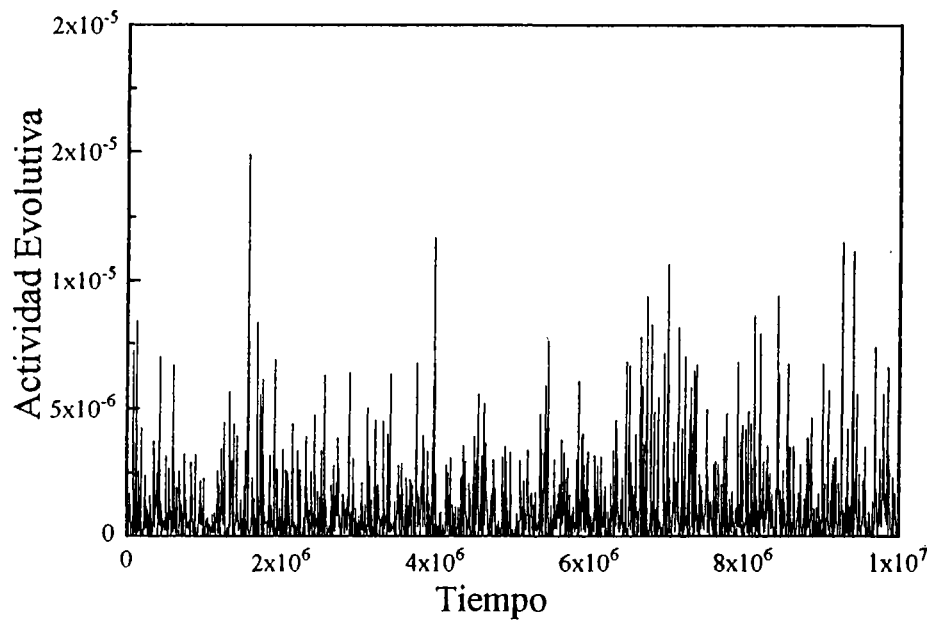


Figura 5: Actividad evolutiva global (unidades arbitrarias) para movimiento al azar sin competencia Darwiniana (ver texto) para el caso ($M = 17$, $N = 7$).
Detalles adicionales similares a los de la Fig.1.

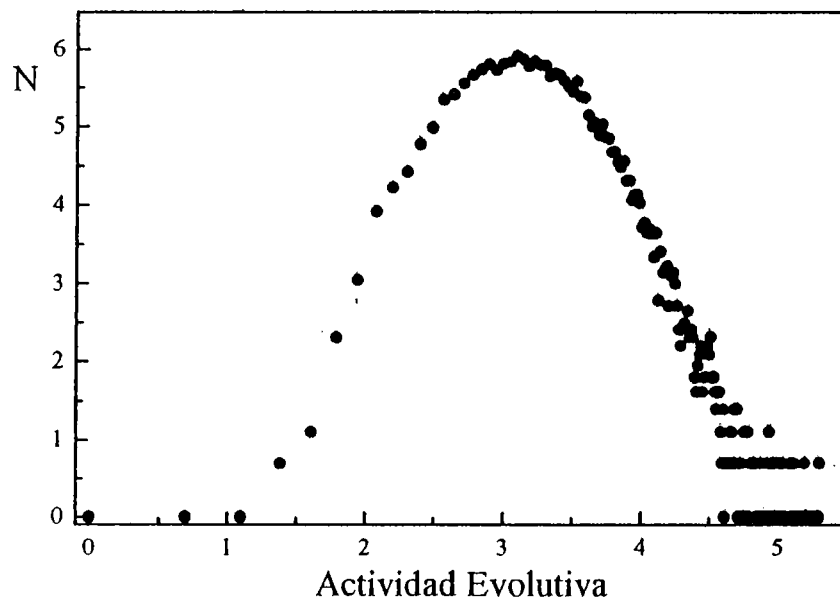


Figura 6: Histograma construido con los datos de la figura 5. Detalles adicionales similares a los de la figura 2. Se observa claramente que no se cumple una ley de potencias.

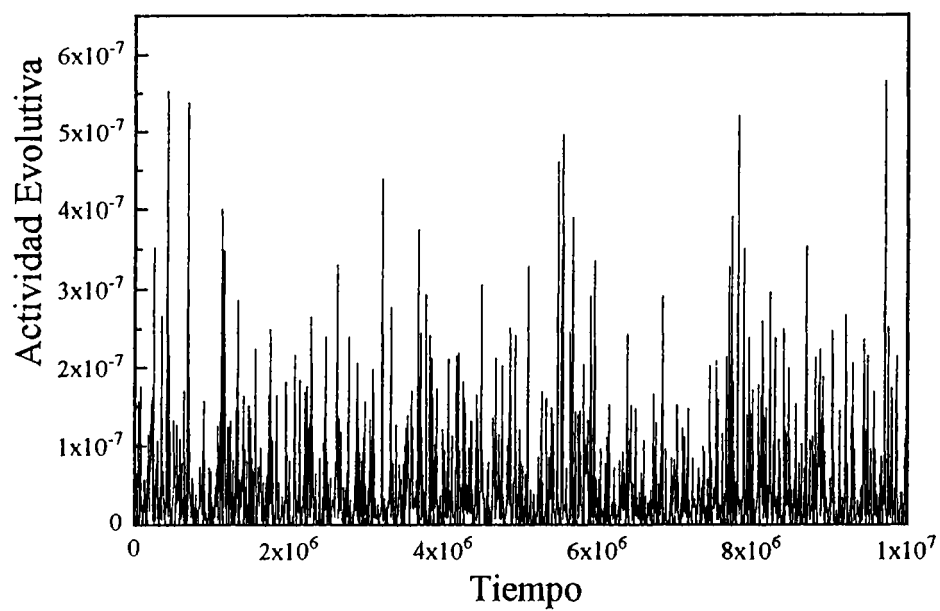


Figura 7: Actividad evolutiva para una sola especie (unidades arbitrarias) para el caso de la figura 5. En este caso no se observa equilibrio puntuado.

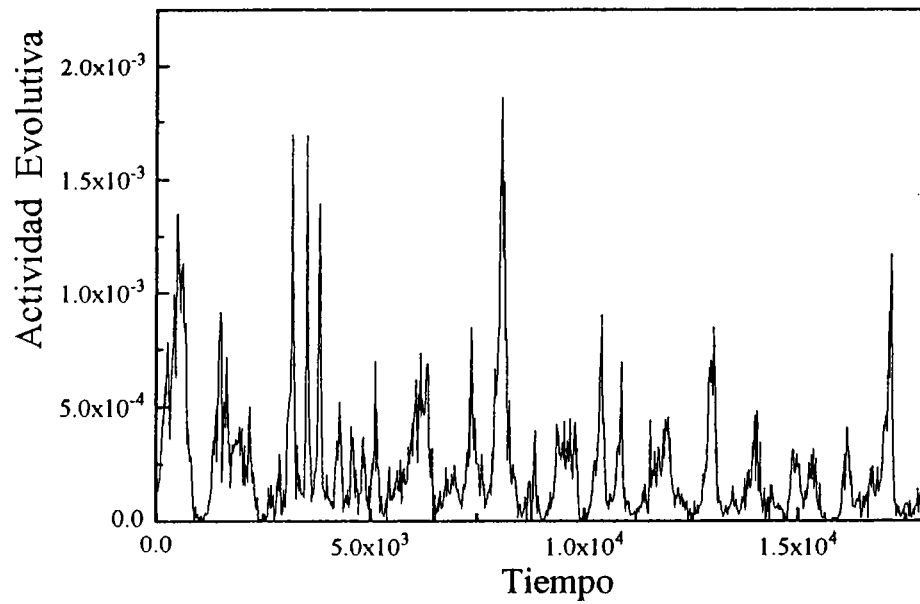


Figura 8: Actividad evolutiva global (unidades arbitrarias) para $M = 25$, $N = 7$ $k = 5$ (ver texto). Detalles adicionales similares a los de la Fig.1a.

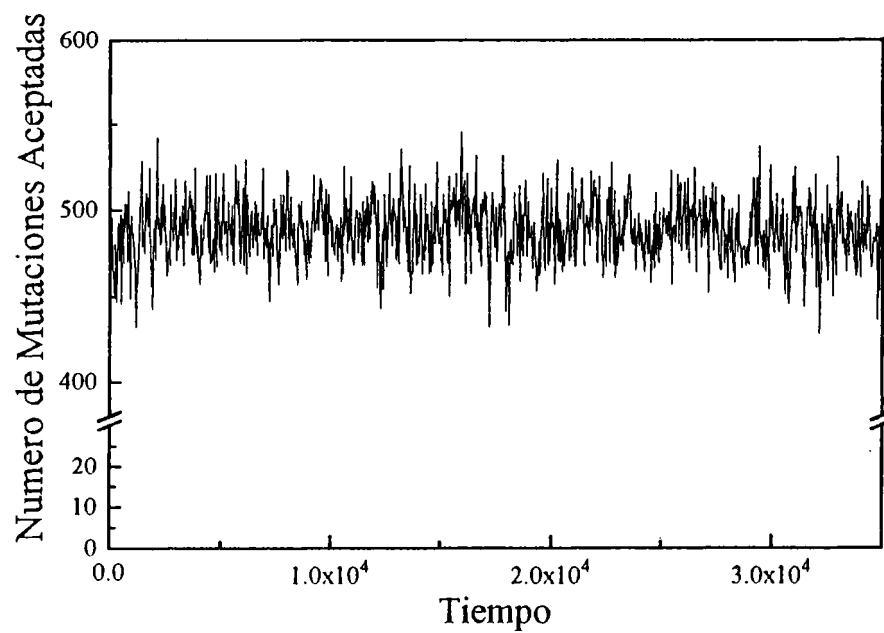


Figura 9: Evolución temporal del número de mutaciones aceptadas para los datos de la figura 8. Cada punto representa 1000 intervalos de tiempo.

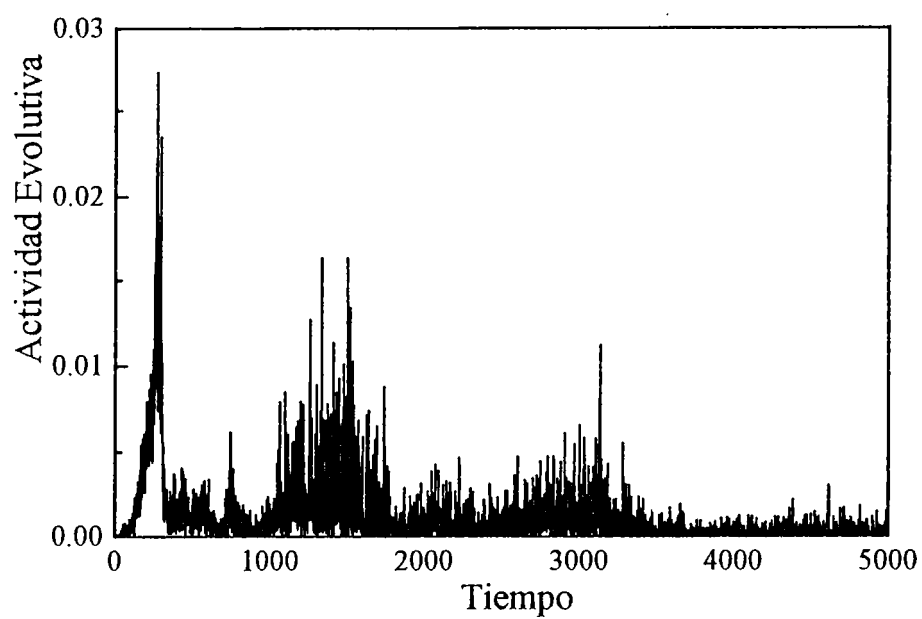


Figura 10: Actividad Evolutiva versus tiempo (unidades arbitrarias) para $Y = 100$ (ver texto) y $M = 25, N = 17, K = 5, C = 0.5$. Rápídamente se alcanza un estado de equilibrio. Cada punto representa 1000 intervalos de tiempo.

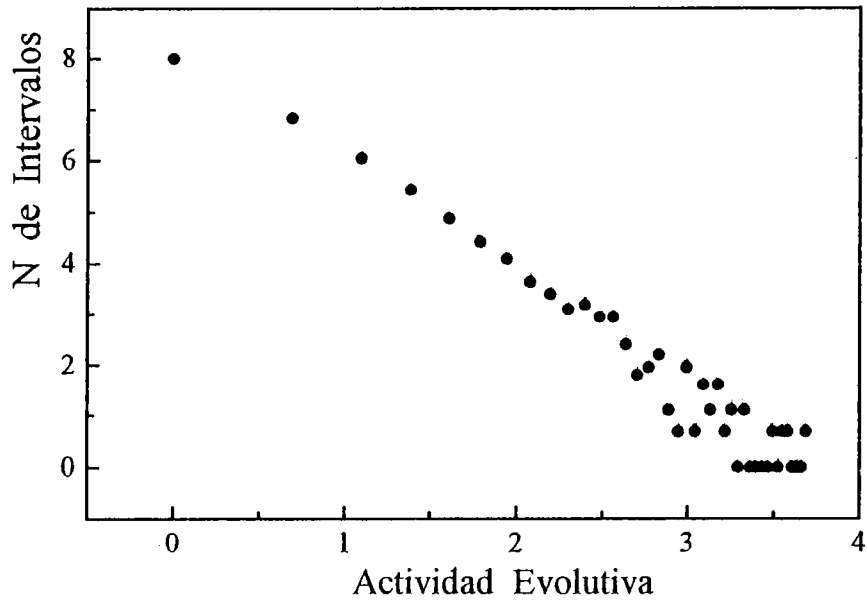


Figura 11: Histograma construido con la primera parte de los datos de la figura 10 (log-log). Vemos que se ajusta bien a una ley de potencias.

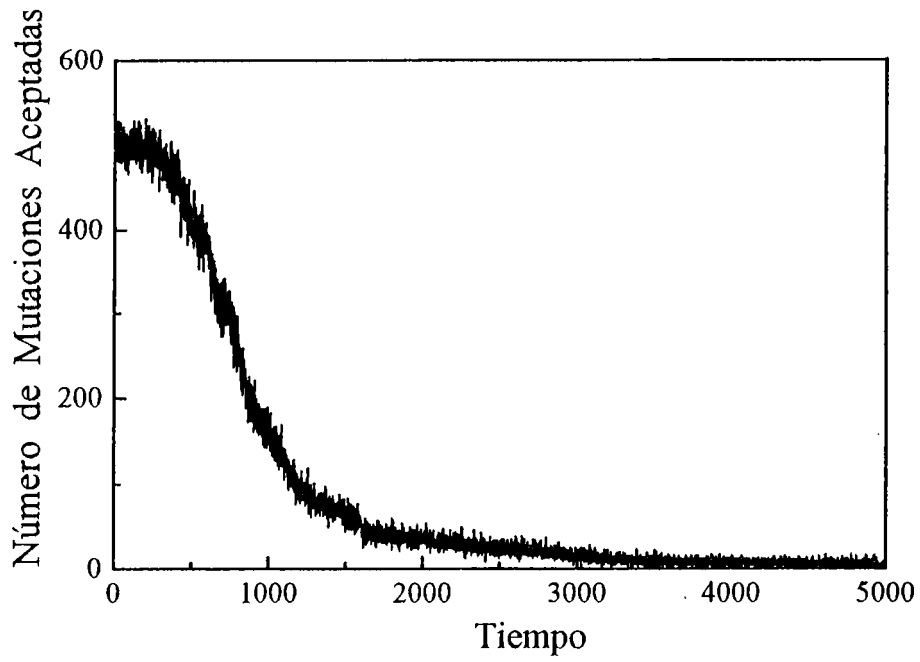


Figura 12: Evolución temporal del número de mutaciones aceptadas para los datos de la figura 10. Cada punto representa 1000 intervalos de tiempo.

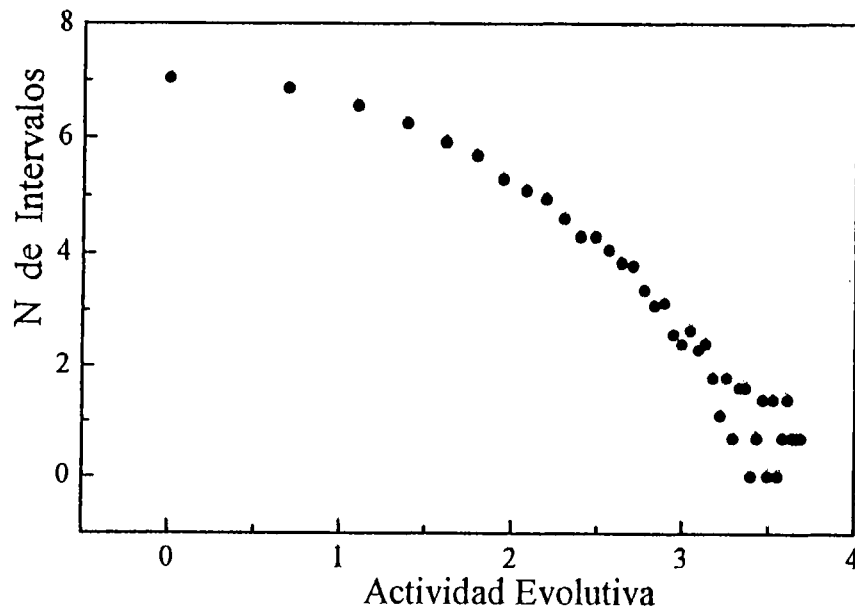


Figura 13a: Distribución de actividades evolutivas (log-log) para $Y = 100$ cuando se presentan fuertes variaciones al azar en el medio ambiente externo (ver texto). En este caso $M = 25$, $N = 17$, $K = 5$, $C = 0.5$. Se observa una pequeña desviación de la ley de potencias.

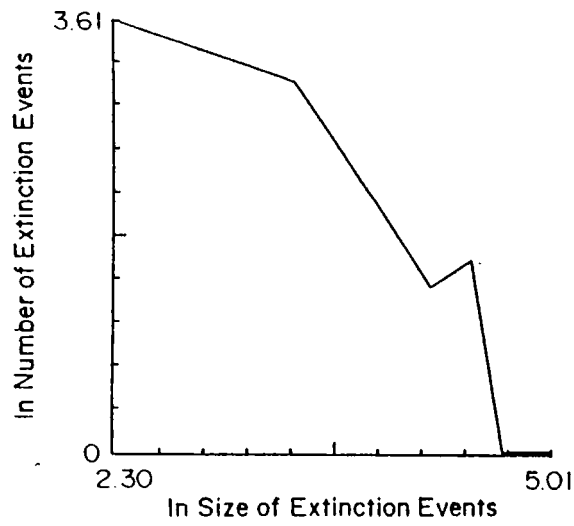


Figura 13b: Distribución de los eventos de extinción según Raup, construido con los datos de la figura 1b.

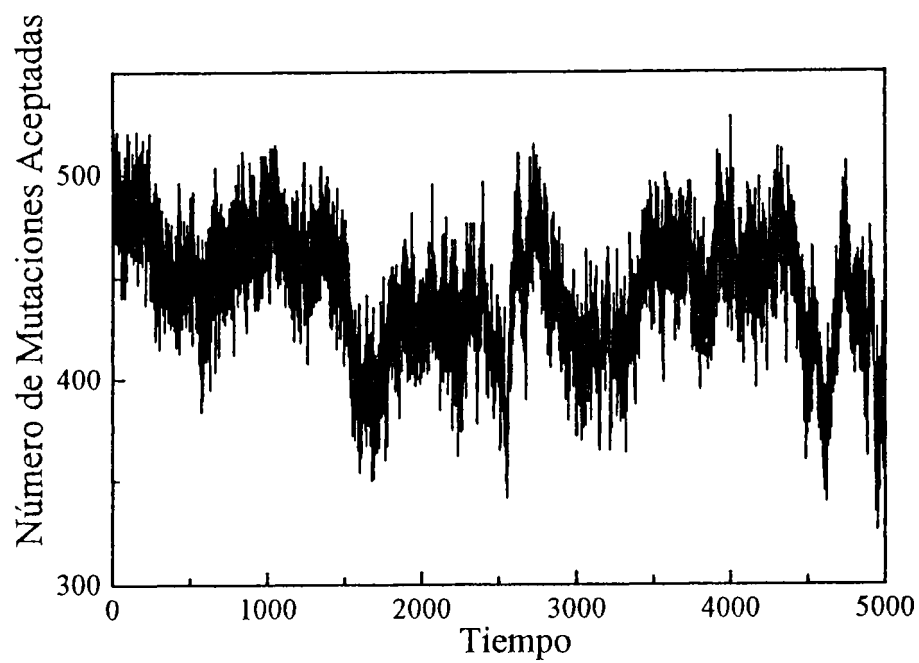


Figura 14: Evolución temporal del número de mutaciones aceptadas para el caso de valores al azar en k_{ij} . Cada punto representa 1000 intervalos de tiempo.

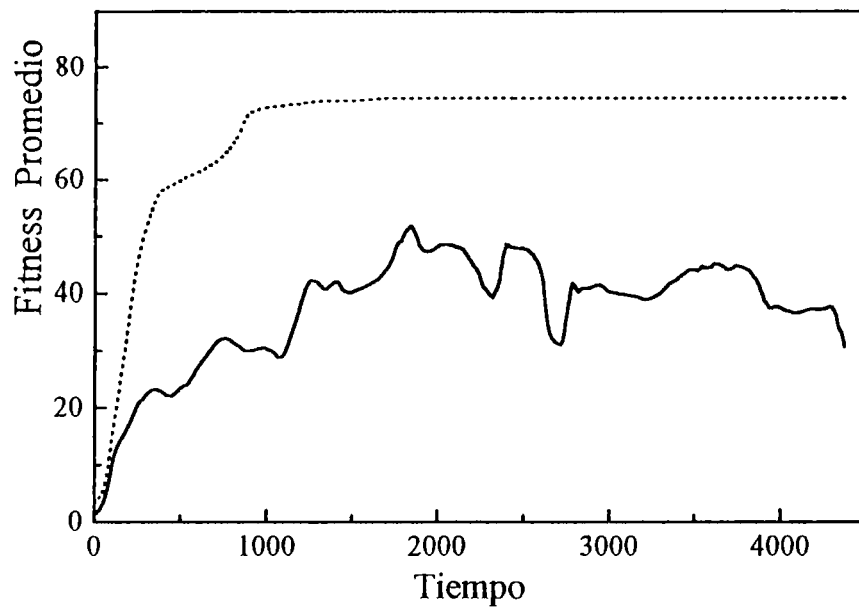


Figura 15: Fitness promedio vs. t (unidades arbitrarias). Curva punteada: matriz k_{ij} simétrica. Curva llena: valores de k_{ij} al azar. Ver detalles en el texto.

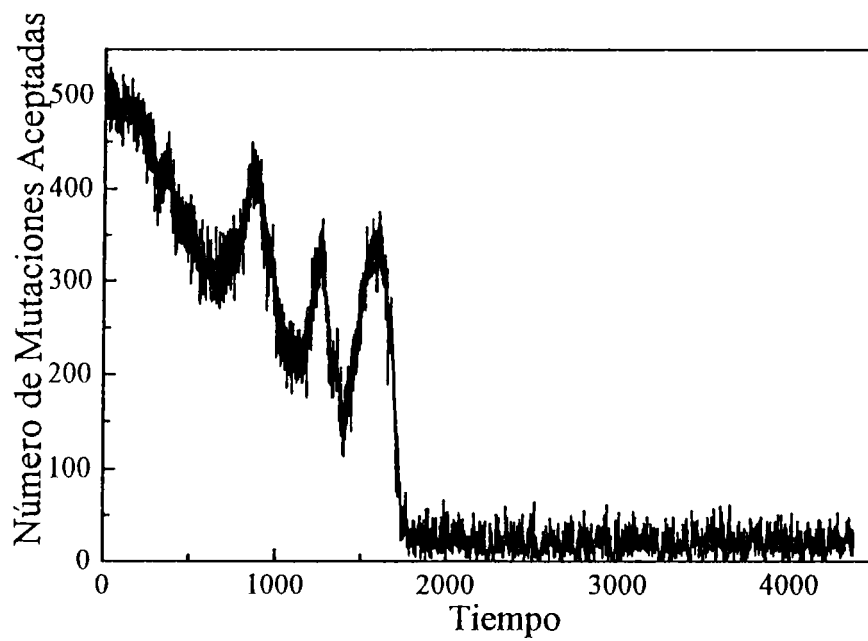


Figura 16: Evolución temporal del número de mutaciones aceptadas para el caso de una matriz k_{ij} simétrica. Cada punto representa 1000 intervalos de tiempo.

Notar que luego de un cierto intervalo de tiempo puede observarse un efecto gridlock muy fuerte.

Bibliografía

- [1] D. M. Raup and J.J.Jr Sepkosky, *Science* **215**, 1501 (1982)
- [2] D. M. Raup, *Science* **231**,1528 (1986)
- [3] D. M. Raup and G. E. Boyajian, *Paleobiology* **14**, 109-125 (1988)
- [4] J. J. Jr. Sepkosky, *Paleobiology* **19**, 43-51 (1993).
- [5] S. J. Gould, *Paleobiology* **3**, 135 (1977).
- [6] N. D. Newell, *J. of Paleontology* **26**, 371-385 (1952)
- [7] E. S. Vrba, *Suid-Afrikaanse Tydskrif Wetens* **81**, 229-236 (1985)
- [8] L. W. Alvarez, F. A. Alvarez and H. V. Michel, *Science***208**, 1095-1108 (1980)
- [9] P. Bak, K. Chen and M. Creutz, *Nature* **342**, 780 (1989)
- [10] S. A. Kauffman and S. J. Johnsen, *Theoretical Biology* **149**, 467-506 (1991)
- [11] P. Bak, C. Tang and K. Wiesenfeld, *Phys. Rev. Lett.* **59**, 381 (1987)
- [12] P. Bak, C. Tang and K. Wiesenfeld, *Phys. Rev. A* **38**, 364 (1988)
- [13] P. Bak, H. Flivbjerg and B. Lautrup, *Phys. Rev. A* **46**, 6724-6730 (1993)
- [14] P. Bak and K. Sneppen, *Phys. Rev. Lett.* **71**, 4083 (1993)
- [15] P. Bak, K. Sneppen and H. Flivbjerg, *Phys. Rev. Lett.* **71**, 4087 (1993).

- [16] E. R. Berlekamp, J. H. Conway and R. K. Guy, *Winning Ways for Your Mathematical Plays*, (Academic Press, New York, 1982)
- [17] S. A. Kauffman, *The Origins of Order*, Oxford University Press, Chap. 1,2,3,5 (1993).
- [18] P. Bak, "Self-Organized Criticality and Gaia" in *Thinking about Biology*, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Lec. N. Vol. III (ed. W. Stein and F. J. Varela) Addison-Wesley, 255-268 (1993)
- [19] V. Volterra, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, (Gauthiers-Villars, Paris, 1931).
- [20] R. A. Kerr, *Science* **267**, 1421 (1995)
- [21] R. Greenspan, *Scientific American* **272**, 74 (1995)
- [22] G. Parisi, *Phys. World* **2**, 42 (1993).
- [23] H. Maturana and F. Varela, *Autopoiesis and Cognition*, (Reidel, Dordrecht, 1980).

Capítulo 3

Mecanismos Dinámicos en Evolución Biológica

3.1 Introducción

En vista del relativo éxito del modelo presentado en el capítulo anterior, pensamos que es importante tratar de entender cualitativamente las razones que subyacen a dicho éxito, bajo la suposición de que algunas características cualitativas de la dinámica deben ser identificadas y consideradas responsables del mismo. Si estas características pueden ser identificadas, seguramente ello servirá para progresar y construir modelos mas realistas.

Es por ello que nos hacemos las siguientes preguntas:

1) Cuál es exactamente, en este modelo, el rol que juegan las correlaciones entre genotipo y fenotipo? Son un ingrediente dinámico esencial responsable del equilibrio puntuado [1] y de las distribuciones en forma de ley de potencias [2, 3, 4] o sólo son un ingrediente superfluo?

2) Los mecanismos que en este modelo originan el equilibrio puntuado y las distribuciones en forma de ley de potencias, son similares a aquellos de los modelos anteriormente citados (en el sentido de que la dinámica del modelo necesariamente evoluciona hacia SOC [5, 6, 7, 8, 9]) o es que encontramos aquí mecanismos dinámicos *alternativos*?

3.2 El Rol de las Correlaciones

Los parámetros a_n definen a la especie. La manera en que las diferentes características fenotípicas están correlacionadas [10, 11] dependen de estos parámetros, que son modificados continuamente a aproximadamente el mismo ritmo promedio. Sin embargo, estos cambios no afectan a las diferentes especies (o a la misma especie en diferentes momentos) de la misma manera. Para un dado conjunto de valores de a_n , una pequeña variación dada δa_n puede traducirse en un pequeño cambio en las características fenotípicas correspondientes V_i . Pero también es posible que para un conjunto a_n diferente, una pequeña variación δa_n se traduzca en un cambio apreciable en los V_i . Así, durante su historia evolutiva, una especie entra (y sale) en diversas regiones R_i del espacio A de coordenadas a_n , regiones en las cuales la naturaleza del mapeo sobre el espacio V (de coordenadas V_i) varía considerablemente con i .

En este modelo la función de correlación f es la responsable del fenómeno crítico que aparece. Esto puede verificarse fácilmente. En una simulación en la cual f no aparece tenemos

$$V_j^i = a_j^i, \quad (3.1)$$

de forma tal que las diferentes características fenotípicas evolucionan de una manera independiente. Los resultados correspondientes pueden verse en las figuras 1 a 3.

La figura 1 muestra la correspondiente actividad evolutiva global en función del tiempo. Cualquier similitud con la curva de extinciones de Sepkosky [12] se ha perdido. No aparecen tampoco explosiones súbitas de actividad. Para el caso de las especies individuales sucede lo mismo (figura 3). El equilibrio puntuado ha desaparecido. La figura 2 muestra la distribución de actividades evolutivas correspondientes a la serie de la figura 1. Vemos que la distribución no obedece una ley de potencias en este caso, lo que muestra que las correlaciones entre las características fenotípicas son un ingrediente para obtener "criticalidad". Lo mismo sucede con la distribución de los tiempos de vida de las especies. Sin embargo, no se encuentran diferencias con los resultados mostrados en la figura 9 del capítulo anterior (número de mutaciones beneficiosas versus tiempo).

Nuestro modelo no exhibe comportamiento de escaleo cuando variamos N y/o M , a diferencia de lo que sucede con la mayoría de los sistemas que presentan SOC. Algunas de las características del mapeo entre los espacios A y V merecen especial comentario. El valor de \vec{V} permanece constante a lo largo de líneas rectas que pasan por el origen en el espacio A. Mutaciones (variaciones) $\delta \vec{a}$ que no cambian la orientación del vector \vec{a} dejan invariante a \vec{V} (ver el Apéndice A), un hecho que implica que un dado $\delta \vec{a}$ afectará en mayor medida a \vec{V} para pequeños valores de \vec{a} que para grandes valores de \vec{a} .

Observemos ahora los resultados mostrados en la figura 4. En la misma se ve, para una especie arbitraria, $|\vec{a}|$ versus tiempo. El comportamiento correspondiente es el mismo ya sea que hayan o no correlaciones fenotípicas. Concluimos entonces que la dinámica tan diferente que se corresponde a estos dos casos no puede ser asociada a la variación de $|\vec{a}|$. Por supuesto, incluso en el caso de la ecuación (3.1) permanece un grado de correlación residual debido a la condición $|\vec{V}| = 1$, que restringe la variación independiente de las componentes de \vec{V} .

El coeficiente de correlación entre dos cantidades $x_1(n)$ y $x_2(n)$ está definido como

$$C = \frac{\sum_{n=1}^N (x_1(n) - \bar{x}_1)(x_2(n) - \bar{x}_2)}{\sqrt{\sum_{n=1}^N (x_1(n) - \bar{x}_1)^2 \sum_{n=1}^N (x_2(n) - \bar{x}_2)^2}}, \quad (3.2)$$

y varía en el intervalo $[-1, 1]$. El valor 1 implica máximo grado de correlación, -1 "anticorrelación", y, cero, no correlación ($x_1(n)$, $x_2(n)$ varían en forma independiente).

En nuestro caso tomaremos $N = 10^5$, y $x_1(n)$, $x_2(n)$ los asociaremos con las variaciones δV_i y δV_j originadas de variaciones arbitrarias $\delta \vec{a}$ en \vec{a} (los cuales son generados aleatoriamente para cada n).

Los coeficientes de correlación en los dos casos anteriormente citados (con y sin función de correlación) difieren enormemente. Por ejemplo, en el caso en que poseemos función de correlación, el coeficiente de correlación para variaciones δV_1 y δV_2 vale $C_{12} = 0.9901$, para δV_1 y δV_7 es $C_{17} = -0.9205$. Otros valores son, por ejemplo, $C_{67} = 0.9266$ y $C_{14} = 0.8942$. Observamos entonces un alto grado de correlación (y de

anticorrelación). Por otro lado, en el caso en que no tenemos función de correlación los resultados son diferentes. Sin embargo, los coeficientes de correlación correspondientes no se anulan, debido a la existencia de la restricción $|\vec{V}| = 1$. Por razones de simetría todos los C_{ij} deben ser iguales, siendo dicho valor $C_{ij} = -0.23$.

Para comprender la diferencia entre estas dos dinámicas observemos el mapeo en el espacio V , mas específicamente el comportamiento de $|\delta\vec{V}|$ vs. $|\delta\vec{a}|$ a medida que nos movemos sobre la superficie de una hiperesfera \mathcal{S} de radio $|\vec{a}| = \text{Constante}$. En vista de los comentarios anteriores consideraremos solamente variaciones $\delta\vec{a}$ tangentes a \mathcal{S} .

En el caso sin función de correlación tenemos (ver Apéndice A)

$$\delta V_\beta = \frac{\delta A_\beta}{|\vec{A}|} - V_\beta \frac{\delta |\vec{A}|}{|\vec{A}|}, \quad (3.3)$$

con $A_\beta = a_\beta$. As $\delta |\vec{a}| = 0$ ($\delta\vec{a}$ tangente a \mathcal{S}),

$$|\delta\vec{V}| \equiv \sqrt{\sum_{\alpha=1}^N (\delta V_\alpha)^2} = \frac{|\delta\vec{a}|}{|\vec{a}|}. \quad (3.4)$$

En cualquier punto de la superficie \mathcal{S} , una variación $|\delta\vec{a}|$ produce cambios proporcionales a $|\delta\vec{V}|$.

Si ahora introducimos la función de correlación f , las cosas cambian. Ahora no podemos hacer $A_\beta = a_\beta$ de forma tal que la expresión final para $|\delta\vec{V}|$ toma una forma mas compleja, dependiendo no solo de $|\vec{a}|$, sino también de \vec{a} . La figura 5 es

un gráfico log.-log. de $\left(\frac{|\delta\vec{V}|}{|\delta\vec{a}|}\right)^2$. Para ello, vectores \vec{a} generados aleatoriamente sobre la hiperesfera \mathcal{S} de radio unidad son sujetos a pequeñas (y tambien arbitrarias) variaciones $\delta\vec{a}$ tangentes a \mathcal{S} . Se observa una similitud muy grande con respecto a la curva de distribución de actividades evolutivas.

Concluimos entonces que las leyes de potencia asociadas con las distribuciones de actividades evolutivas están íntimamente relacionadas con las características del mapeo $A \rightarrow V$. La forma gaussiana de la distribución de actividades evolutivas en el caso sin función de correlación simplemente refleja la naturaleza de la distribución de $|\delta \vec{a}|$, pues recordemos que en este caso $\frac{|\delta \vec{V}|}{|\delta \vec{a}|} = \text{Constante}$.

3.3 Características Distintivas del Presente Mecanismo Dinámico

Hemos discutido un modelo extremadamente simple de coevolución biológica competitiva que, a pesar de su simplicidad, es capaz de exhibir una rica dinámica compleja.

Ciertamente, la dinámica es lo suficientemente compleja como para imitar (de una manera superficial) *algunas* características de la evolución biológica real. En base a este modelo podemos concluir que *dichas* facetas pueden ser explicadas sin recurrir a eventos catastróficos [13, 14, 15]. Es más, no es necesario invocar ningún tipo de influencias ambientales.

En este modelo, se aprecia una nítida distinción entre los roles genético y fenotípico. La evolución se produce debido a que los "genes" (los a 's) mutan, pero la fitness se mide respecto a las características fenotípicas (los V 's). El mapeo de los a 's sobre los V 's juega un rol esencial.

1.- Debemos remarcar aquí que la dinámica que estamos discutiendo aquí difiere de manera fundamental de la de modelos previos que predicen curvas de extinción, como por ejemplo el Juego de la Vida [16], los modelos NKC de Kauffman y Johnsen [17], modelos de vidrios de spin asimétricos [18] o el modelo de Bak, Sneppen y Flyvbjerg [8, 19]. En estos modelos, las ecuaciones responden básicamente al mismo procedimiento: 1. Dejar que el sistema evolucione hacia un estado congelado. 2. Luego que el sistema llegó al reposo, perturbarlo mediante una mutación aleatoria que no incrementará la fitness de la especie correspondiente. Esto inducirá una avalancha coevolutiva, mas bien pequeña al comienzo. Cuando el sistema alcanza nuevamente el

reposito repetir el paso 2. Luego de un cierto tiempo, el sistema es "bombeado" hacia un estado de "equilibrio", en el cual otra mutación puede inducir una avalancha de cualquier tamaño.

En cambio, en nuestro modelo, las explosiones súbitas de actividad *no son el producto de perturbaciones de un estado de equilibrio*. Las mismas provienen de la dinámica intrínseca del sistema. Por lo tanto, el origen del comportamiento "crítico" es diferente en este caso. Además, *en el presente modelo, las leyes de potencia NO son consecuencia de SOC*. Están implicados otros mecanismos.

2.- Una diferencia importante entre nuestro modelo y los anteriores reside en el hecho de que aquí somos capaces de imitar la interdependencia entre diferentes características fenotípicas a medida que la evolución procede. Sin esta interdependencia, dejan de existir las distribuciones en forma de ley de potencias.

Este modelo exhibe una subestructura genética que puede expresarse matemáticamente en forma cerrada y precisa. Esto falta en otros modelos.

3.- La naturaleza física del mapeo del espacio A en el V merece otro comentario. Los organismos biológicos son estructuras sumamente complejas que se obtienen como resultado de la dinámica de una red genética. Estas estructuras son sensibles a modificaciones sutiles en dicha red (mutaciones). Los cambios estructurales concomitantes, sin embargo, no son de un carácter arbitrario, ya que estamos tratando con estructuras fuertemente correlacionadas. Pero algunas estructuras son más estables que otras, y responden de diversa manera a una alteración en la red genética. Cuando la estructura interna es modificada (los a 's) algunos sistemas responden de manera suave, y otros de manera radical. Nuestro modelo, aunque simple, respeta esta "realidad" biológica. Esto se refleja en el hecho de que el número de mutaciones aceptadas *no aumenta* durante los períodos de actividad evolutiva intensa, sino que permanece constante.

En modelos previos que predican SOC no es este el caso. Cuando ocurren las avalanchas, el número de mutaciones aceptadas *crece*. Luego veremos como relacionar esta característica del modelo con el problema de la especiación mencionado en el capítulo 1.

3.4 Recapitulación

Recapitulando, podemos decir que el modelo introducido en el capítulo anterior genera un nuevo mecanismo dinámico para el equilibrio puntuado y distribuciones en forma ley de potencia en evolución biológica. La simplicidad del mecanismo permite que el mismo pueda ser expresado en forma matemática concisa y cerrada. Este mecanismo debe ser agregado a los previamente reportados (SOC, cambios climáticos periódicos, catástrofes recurrentes, etc.) y puede ser de alguna ayuda en el intento por revelar una pequeña porción de la complejidad que caracteriza a cualquier proceso biológico, y en particular, para ayudar a comprender los mecanismos mediante los cuales los procesos adaptativos moldean a los sistemas con su propio orden inherente.

Por conveniencia, resumiremos brevemente los resultados del capítulo anterior y de este.

- El modelo presenta equilibrio puntuado y distribuciones en forma de ley de potencias. Este comportamiento crítico es un resultado directo de la competencia Darwiniana. La eliminación de dicha competencia da como resultado la desaparición de la criticalidad.
- A pesar de las apariencias, el modelo no exhibe SOC, sino un tipo diferente de evolución dinámica crítica, la cual está matemáticamente basada en las correlaciones fenotipo-genotipo.

Haciendo un inventario de los resultados anteriores, permanecen algunas cuestiones interesantes que merecen más clarificación. Es por ello que nos preguntamos:

- El sistema dinámico a que hacemos referencia puede ser caracterizado por leyes de potencia asociadas a los eventos de extinción, obtenidas de una serie temporal construida apropiadamente. Es este el único modo de representar la dinámica? En otras palabras, hay *descripciones alternativas*?
- Si la respuesta es positiva, qué nuevos rasgos provistos por tales descripciones tienen su contraparte en los registros fósiles?

En lo que resta del capítulo intentaremos responder a estas cuestiones, haciendo también hincapié en tratar de resolver algunas de las cuestiones planteadas en el capítulo 1 a la síntesis neo-Darwiniana.

3.5 Series Temporales y Espectro de Frecuencias

Tanto en este trabajo como en el de otros autores en los cuales éste fue inspirado, se pone énfasis en el hecho de que tanto los tiempos de vida como el número de extinciones tienen una distribución de ley de potencias, lo cual usualmente es visto como evidencia de criticalidad (aunque esto no es necesariamente así¹).

Por ello es necesario caracterizar la información contenida en los registros fósiles lo mejor posible, con el objeto de imponer restricciones capaces de diferenciar entre los diferentes modelos.

Es interesante notar lo siguiente: hay más información a extraer de la serie temporal que el solo hecho de originar leyes de potencia. Por ejemplo, si tomamos los intervalos de la serie temporal de la figura 1 del capítulo 2 e intercambiamos sus posiciones al azar, la distribución en forma de serie de potencias no cambiará, seguirá siendo exactamente la misma, sin embargo la serie temporal cambiará notablemente. Esto nos permite ver que las leyes de potencias por si mismas no permiten una caracterización completa de la serie temporal asociada.

Esto nos motiva a investigar una forma alternativa para extraer información contenida en la serie: el estudio de su *espectro de frecuencias* [3, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33]. Los resultados de este análisis a partir de los restos fósiles [3, 27, 28] parecen ser contradictorios, sin embargo veremos que nuestro modelo parece integrar dichos resultados.

En primer lugar, estos análisis evidencian una mayor potencia en bajas frecuencias, y un pico a frecuencias intermedias, correspondiente a períodos de 26-32 millones de años [3]. En la figura 6a podemos apreciar los resultados obtenidos mediante nuestro modelo. Incluso si no puede decirse demasiado al observarlo, es claro que su

¹Recientemente se ha encontrado que existen varios mecanismos además de SOC que generan leyes de potencia sin requerir que el sistema se encuentre en un estado crítico. Entre ellos podemos citar ruido coherente [20, 21], procesos aleatorios multiplicativos [22, 23], procesos aleatorios extremos [24], cruce aleatorio de barrera térmica [25] y allometric scaling [26].

comportamiento a bajas frecuencias difiere del comportamiento en las altas. Un pico sugestivo aparece a la frecuencia 20.

Sin embargo, debemos tener en cuenta que la serie temporal de actividades evolutivas tiene mucho ruido, ya que está influenciada principalmente por fluctuaciones aleatorias amplificadas, tal como veremos en la próxima sección. Es por ello que esta oscilación se hace mas evidente si observamos el espectro de frecuencias de $\left| \vec{X}_{CM} \right|$ versus t . Esta curva proviene en forma directa de la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales determinístico (ver más adelante) y es por ello que prácticamente no está afectada por ruido estocástico. En la figura 6b podemos observar un ejemplo típico de dicha serie, y en la figura 6c podemos apreciar su espectro. Allí puede verse claramente que en el sistema aparecen oscilaciones alrededor de una frecuencia característica.

Un análisis mas detallado muestra que, para valores fijos de los parámetros M , N , k y k_{ij} , variaciones en las condiciones iniciales ($V_{ij}(0)$) producen la aparición de hasta tres frecuencias de oscilación principales fijas, entre las cuales una de ellas suele destacarse por sobre las demás. Los anchos de banda alrededor de estas frecuencias son de longitud variable. Si fijamos M , N y k , y variamos k_{ij} , las posiciones de los picos varían, pero solo en cantidades pequeñas. Además, dichas frecuencias principales no son sensitivas al valor de N , pero disminuyen con M , siendo los períodos correspondientes aproximadamente proporcionales a M .

En segundo lugar, otros estudios también basados en los registros fósiles sugieren que el espectro de potencias de la serie temporal de la curva de extinciones decae como una ley de potencias [27, 29, 28]. Nuestro modelo también predice esta característica. En la figura 6d podemos apreciar un gráfico log-log de la figura 6c. En el mismo podemos apreciar que la mayor parte decae en forma de ley de potencias (con excepción de la primera parte, que es la que da origen a las oscilaciones antes mencionadas). Es importante entonces resaltar que el modelo unifica dos diferentes resultados aparentemente incompatibles obtenidos del análisis de los registros fósiles: el carácter periódico y el decaimiento en forma de ley de potencias de su espectro de frecuencias².

²Es interesante aclarar que gran parte de los paleontólogos no aceptan la existencia de dichas

Miremos ahora que cambios pueden ser observados en la dinámica del modelo si la competencia Darwiniana es eliminada. La serie de la figura 5 del capítulo 2 corresponde a la situación en la que todas las mutaciones son aceptadas (retenidas) independientemente de que sean beneficiosas (o sea que produzcan un incremento en la fitness de la especie correspondiente) o no. El espectro de frecuencias asociado puede verse en la figura 7. El mismo aparece muy diferente al observado en la figura 6: se asemeja a *ruido blanco*. Es interesante recordar aquí que en este caso las distribuciones de actividad evolutiva y de tiempos de vida no siguen una ley de potencias (como vimos en el capítulo anterior). Discutiremos mas adelante las implicaciones de este hecho.

Ya hemos demostrado que la fuente de "criticalidad" debe ser localizada en i) los detalles del mapeo $A \rightarrow V$ y ii) al hecho de que el vector \vec{a} atraviesa diferentes regiones del espacio A de manera recurrente. Tal como vimos, sin correlaciones la criticalidad desaparece, ya que las características del mapeo no se modifican a medida que \vec{a} varía.

3.6 Propiedades Invariantes de la Simulación

Todavía queda entonces una cuestión a ser resuelta: porqué sucede que la criticalidad desaparece en ausencia de competencia Darwiniana, incluso si las correlaciones se encuentran aún presentes? La respuesta requiere un análisis más detallado de las ecuaciones de movimiento. Veremos que, al intentar resolver este problema, estaremos también en posición de explicar los picos en frecuencias anteriormente mencionados (y su ausencia en el caso en que no hay competencia Darwiniana).

Comenzaremos observando nuevamente la evolución temporal de $|\vec{a}|$ (figura 4). A primera vista podría atribuirse a dicha curva un carácter caótico, una impresión que puede ser reforzada por el carácter no determinista del modelo. Sin embargo esto no es así. Si dejamos al sistema evolucionar varias veces partiendo siempre desde el mismo estado inicial, siempre volveremos a obtener la misma curva para la evolución temporal de \vec{a} (una propiedad invariante de la simulación), inclusive si variamos

leyes de potencia [28].

el tamaño de las "mutaciones" (e incluso el generador de números aleatorios). Por supuesto, siempre estamos tratando con fluctuaciones lo suficientemente pequeñas como para que la curva $|\vec{a}|$ vs. t sea suave. De esta forma, una cierta cantidad de "determinismo" puede ser asociada al proceso evolutivo.

La situación es entonces la siguiente: la serie temporal asociada con la actividad evolutiva *sí* cambia si las variaciones a las que nos referimos anteriormente son modificadas. Dicha serie temporal *sí* depende de la naturaleza de dichas fluctuaciones.

Aunque la curva de \vec{a} parezca suave, está sin embargo sujeta a pequeñas fluctuaciones. La actividad evolutiva depende de los cambios en \vec{V} , y solo a través de estos depende de las variaciones en los \vec{a} . Los cambios en \vec{V} amplifican las micro fluctuaciones en \vec{a} (a la manera de una derivada), esto termina otorgando a la curva de actividades evolutivas un carácter no determinista.

Sin embargo, la evolución temporal de $|\vec{a}|$ (en media) *permanece invariante bajo dichas circunstancias*. De hecho, la evolución de \vec{a} puede ser asociada a la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas, como se demuestra en el Apéndice B.

3.7 La Competencia Darwiniana Da Origen a Un Sistema de Ecuaciones Diferenciales No Lineales

Nuestra serie temporal posee carácter recurrente, lo cual permite la existencia de algunas frecuencias de oscilación características, al menos para las escalas de tiempo aquí consideradas. Podemos asegurar con certeza que como consecuencia de ello, el sistema es capaz de "explorar", con suficiente detalle y de una forma recurrente, el espacio A , lo cual permite la aparición del pico observado en la figura 6a. En cambio, en ausencia de competencia Darwiniana, *es imposible imaginar la curva correspondiente como proveniente de la solución de un sistema de ecuaciones diferenciales acopladas*. La dinámica correspondiente es un paseo al azar (random walk), y la curva $|\vec{a}|$ vs. t se vuelve diferente para cada simulación aunque comience en un estado inicial similar.

En este caso, el sistema no "explora" el espacio A y permanece siempre en la vecindad de la región inicial. El sistema pierde tanto la periodicidad como la criticalidad.

Estudiemos ahora la evolución temporal de la fitness de una especie. La figura 8 es un caso típico. De aquí vemos que, a pesar de que un organismo acepte mutaciones beneficiosas a un ritmo constante (recordemos que en este modelo el número de mutaciones beneficiosas no aumenta durante los períodos de actividad evolutiva intensa, sino que, permanece aproximadamente constante para todo tiempo, con solo pequeñas fluctuaciones aleatorias alrededor de dicho valor medio), se observan sin embargo períodos de abruptas variaciones en fitness.

También existen períodos de minúsculas variaciones en fitness. Durante estos últimos la especie acepta mutaciones beneficiosas (recordemos que en este modelo mutaciones beneficiosas son las que incrementan la fitness, no importa cuán pequeño sea este aumento) sin el beneficio de un aumento significativo en la fitness, lo cual sugiere que una gran proporción de estas mutaciones son de carácter *neutro*.

La figura 9 muestra, para una especie arbitraria, el número de mutaciones aceptadas acumuladas en función del tiempo. La línea recta es un fuerte indicador del ritmo de aceptación constante antes indicado. Un comportamiento similar a este a sido observado en el ritmo de acumulación molecular de mutaciones en proteínas en varios linajes [34]. Esto puede verse como un apoyo a la Teoría Neutral de Kimura [34], como discutiremos más adelante.

3.8 Discusión

Ahora procederemos a delinear algunos aspectos particulares de nuestro modelo que se siguen de los resultados expuestos anteriormente. Queremos enfatizar la analogía entre ciertos mecanismos dinámicos del modelo y algunos mecanismos observados por varios investigadores de la evolución biológica. Nuestro modelo es muy simple, por ello nuestros mecanismos pueden compartir solo una pequeña analogía con aquellos mecanismos observados en la naturaleza. Pero lo importante aquí, es el hecho de que sin embargo *aparecen*. Esto puede verse como otra prueba de que la estrategia científica Galileana-Cartesiana (de estudiar modelos matemáticos simplificados de un

fenómeno dado, en lugar de confrontar la realidad en toda su complejidad), también puede funcionar en los emprendimientos biológicos.

3.8.1 El Espectro de Frecuencias

En el espectro de frecuencias de nuestra curva de actividad evolutiva detectamos un pico a frecuencias intermedias. Esta frecuencia particular puede ser vista como una *frecuencia natural* del sistema, que depende solo de las características internas del sistema, de la misma manera que, la frecuencia natural de oscilación de un resorte es solo función de su masa y de su constante de restitución. Es importante recordar, respecto a esto, que de acuerdo a varios análisis los eventos de extinción están regularmente espaciados en el tiempo geológico [3], con períodos que van de 26 a 32 millones de años.

Luego de las primeras evidencias de tal periodicidad en las extinciones, se propusieron varias explicaciones astrofísicas. La mayoría de ellas sugería que perturbaciones de cometas en la Nube de Oort aumentaba la probabilidad de impacto de cometas sobre la Tierra, lo cual establecería la relación entre la periodicidad de los eventos de extinción y la teoría de los impactos de Alvarez *et al.* [15]. Sin embargo, como sugiere Raup [3] la periodicidad y los impactos deberían ser vistos como fenómenos separados (aunque posiblemente ligados).

Otras propuestas alternativas también relacionan la periodicidad con causas "externas". En base a los presentes resultados podemos sugerir una explicación alternativa: la periodicidad puede ser solo la manifestación de una *frecuencia natural de oscilación* del ecosistema terrestre como un todo (à la Gaia [35]), visto el mismo como un sistema dinámico. La frecuencia de oscilación debe ser asociada, como explicamos anteriormente, a la competencia Darwiniana, que nos permite mirar a la evolución dinámica del ecosistema en términos de un conjunto de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas (ver Apéndice B).

3.8.2 La Teoría Neutral de Kimura

Tal como vimos antes, de la subestructura genética del modelo podemos extraer algún apoyo a la Teoría Neutral de la Evolución Molecular de Kimura [34]. La teoría de la evolución neo-Darwiniana sostiene que la mayoría de los genes mutantes no son selectivamente neutrales. La forma mutada de un gene es, o bien más, o bien menos, adaptativa que la forma original. Por el otro lado, La teoría de Kimura sostiene que la mayoría de los genes mutantes (que solo pueden ser detectados por las técnicas químicas de la genética molecular) son selectivamente neutrales, es decir, que los mismos son, desde un punto de vista adaptativo, ni más ni menos ventajosos que los genes a los cuales reemplazan. En el nivel molecular, la mayor parte de los cambios evolutivos es causada por la "deriva al azar" de genes mutantes selectivamente neutrales.

Dos descubrimientos importantes en evolución molecular demuestran, de una manera particularmente clara, que i) sus patrones son muy diferentes de los de la evolución fenotípica y ii) las leyes que gobiernan las dos formas de evolución son diferentes. Solo uno de estos dos ítems será tratado aquí. Es aquel al que ya habíamos hecho anteriormente referencia, que se refiere a que se ha encontrado que para cada proteína, el ritmo de evolución en términos de sustitución de aminoácidos por año es aproximadamente constante, y aproximadamente el mismo en varios linajes, *exactamente igual a lo predicho por nuestro modelo*. Para una especie dada, el gráfico de mutaciones acumuladas versus tiempo da una línea recta, tal como observó Kimura [34]. Sin embargo remarcamos la existencia de largos períodos en los cuales no se observan cambios en fitness, lo que implica que las mutaciones aceptadas durante esos períodos son de un carácter casi neutral. Como compensación, existen también períodos de cambios abruptos en la fitness. Es en estos períodos en los que las mutaciones dejan de ser neutrales y sus efectos se manifiestan a nivel fenotípico. Es entonces, también, cuando el proceso de selección clásica neo-Darwiniana comienza a jugar su rol acostumbrado (la selección Darwiniana actúa principalmente sobre los fenotipos).

En la selección Darwiniana (o positiva) tiene poca importancia la forma en que los fenotipos son determinados por los genes. Las leyes de evolución molecular son ciertamente diferentes de aquellas que gobiernan la evolución fenotípica. Incluso

aunque el principio de evolución de Darwin prevalezca en determinar la evolución al nivel fenotípico, más abajo, en el nivel de la estructura interna del material genético una gran parte del cambio evolucionario está dado por deriva aleatoria.

3.8.3 La Evolución Actúa en Dos Niveles Diferentes

Nuestro modelo ejemplifica claramente la diferencia entre reglas evolutivas actuando a diferentes niveles. En el nivel fenotípico, las características principales son equilibrio puntuado y distribuciones en forma de ley de potencias. Como consecuencia de ello, muchos biólogos aseguran que la teoría neutral no es importante biológicamente, debido a que los genes neutrales no participan del proceso adaptativo.

Dicha posición no es apoyada por el presente modelo: la deriva aleatoria permite a una especie escapar de aquella subregión del espacio A en la cual la mayoría de las mutaciones son neutrales (es decir que no influyen demasiado sobre el espacio fenotípico V). Esta especie podrá entonces alcanzar una diferente subregión en el espacio A, en la cual las mutaciones sí producen cambios fenotípicos apreciables (es decir movimiento apreciable en el espacio V). Sólo en este segundo tipo de región del espacio A puede la selección Darwiniana hacer su importante trabajo.

Nuestro modelo nos permite entender exactamente el porqué las reglas en los niveles genotípico y fenotípico actúan de manera tan diferente. La naturaleza del mapeo entre los espacios A y V es de fundamental importancia en este respecto.

3.8.4 Selectividad de los Principales Eventos de Extinción

Una característica de los principales eventos de extinción es que los mismos son selectivos (es decir que las víctimas y los sobrevivientes no son muestras aleatorias de la biota preexistente). En particular, los grupos biológicos que muestran mayores ritmos de especiación son eliminados en forma más probable en los eventos de extinción masiva [3]. En general, sin embargo, la relación de la selectividad biológica con los eventos de extinción está poco entendida. Esta característica es difícil de explicar en base a los modelos previos. En el nuestro, sin embargo, es una *predicción*, como explicaremos ahora.

La clave la provee la naturaleza del mapeo entre los espacios A y V. A medida que \vec{a}_i atraviesa el espacio A pasa por regiones cuyas imágenes en V varían enormemente en tamaño. Así, algunas especies permanecen en una región dada de A durante largos períodos sin experimentar cambios notables. Para otras especies, en cambio, pequeños cambios en \vec{a}_i se traducen por el mapeo en grandes variaciones en \vec{V}_i (una relativamente pequeña región del espacio A se mapea en una región grande en el espacio V). Se producen en dicha especie entonces grandes especiaciones y, a medida que los cambios se hacen demasiado grandes, la especie es reemplazada por otra (recordemos que en el modelo, una especie se extingue si acumula una suma de cambios en \vec{V}_i mayor que un cierto umbral D). Se observa entonces una secuencia bien definida de procesos: los organismos que sufren una fase de cambios grandes (gran especiación) son los que más probablemente seguirán cambiando, y llegarán así a la extinción (con la concomitante creación de nuevas especies que son variantes de ella). En otras palabras, las especies que se extinguen son las que recientemente han experimentado mayores cambios (y de aquí mayor especiación) que el resto de las especies "de fondo". Constituyen entonces un conjunto bien definido.

Consideremos como ejemplo la gran extinción que tomo lugar cerca del final del Cretácico: los anfibios y muchos reptiles acuáticos fueron relativamente inafectados. Estos no solo no tienen gran especiación, sino que también han permanecido prácticamente sin variaciones hasta nuestros días. Nuestro modelo predice este hecho de forma natural. Las especies desafectadas de los grandes eventos de extinción son generalmente aquellas que no vienen sufriendo grandes cambios (y por ende, pobre especiación). Además, las mismas continuarán sin grandes cambios durante un gran período. Por el contrario, las especies susceptibles de gran especiación son aquellas más afectadas en los eventos de extinción. Las pocas de ellas que sobreviven son las capaces de originar las nuevas especies que tomarán ventaja de los nichos ecológicos vacantes. La presente interpretación constituye una predicción definida de nuestro modelo relativa a la selectividad de los eventos de extinción.

3.9 Conclusiones

En este capítulo hemos complementado el trabajo iniciado en el capítulo 2 de la siguiente manera:

- Mostrando que, a pesar de las apariencias, el modelo no exhibe SOC sino un tipo de evolución dinámica crítica diferente, el cuál tiene su base matemática en las correlaciones genotipo-fenotipo.
- Proveyendo una explicación matemática rigurosa de las razones que subyacen al hecho de que, en ausencia de competencia Darwiniana, la criticalidad se pierde.
- Encontrando modos de oscilación que introducen cierta periodicidad en el sistema, y que también desaparecen en ausencia de competencia Darwiniana.
- Unificando resultados aparentemente contradictorios que aparecen al analizar el espectro de frecuencias de las series temporales de eventos de extinción obtenidas de los registros fósiles.
- Explicando las razones matemáticas que subyacen a la selectividad de los eventos de extinción, las cuales hasta ahora no habían recibido el apoyo de simulaciones numéricas.
- Testeando numéricamente la Teoría Neutral de Evolución Molecular de Kimura.

Resumiendo, hemos visto aquí un modelo matemático simple que es capaz de imitar algunas de las principales características de la evolución biológica. Esto debe servir para reforzar la idea de que los fenómenos naturales, no importa cuán complejos, son susceptibles de ser tratados à la Galileo. Por supuesto, las analogías expuestas en el presente trabajo deben tomarse con un carácter sólo ilustrativo. De cualquier manera, pueden servir de alguna ayuda para tratar de comprender una pequeña porción de la complejidad que caracteriza esta clase importante y particular de procesos dinámicos: los biológicos.

FIGURAS

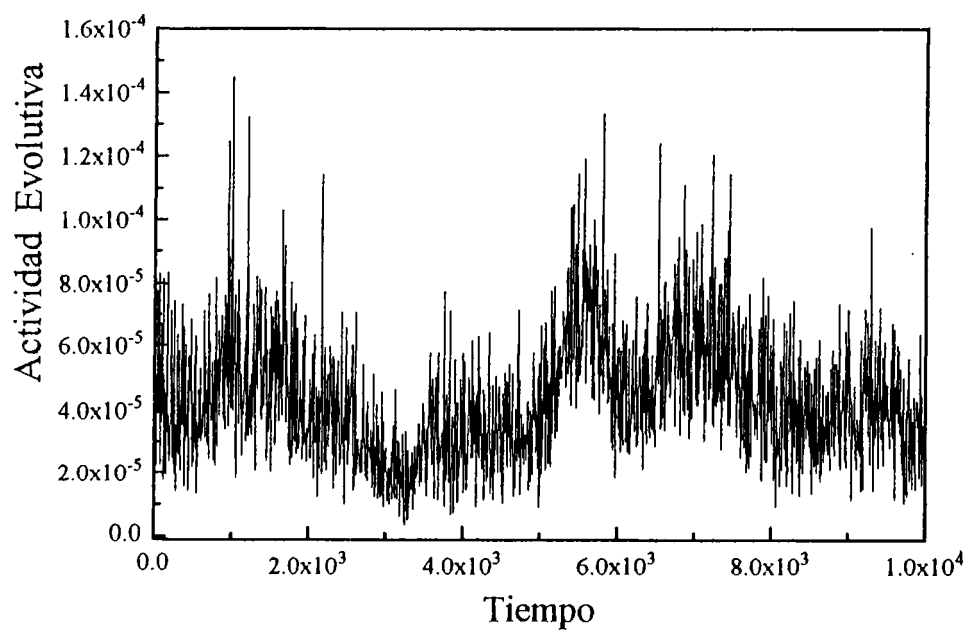


Figura 1: Actividad evolutiva global (unidades arbitrarias) para un sistema sin correlaciones con $M = 25$, $N = 7$. Cada punto representa la distancia recorrida por el centro de masas del sistema en 1000 intervalos de tiempo.

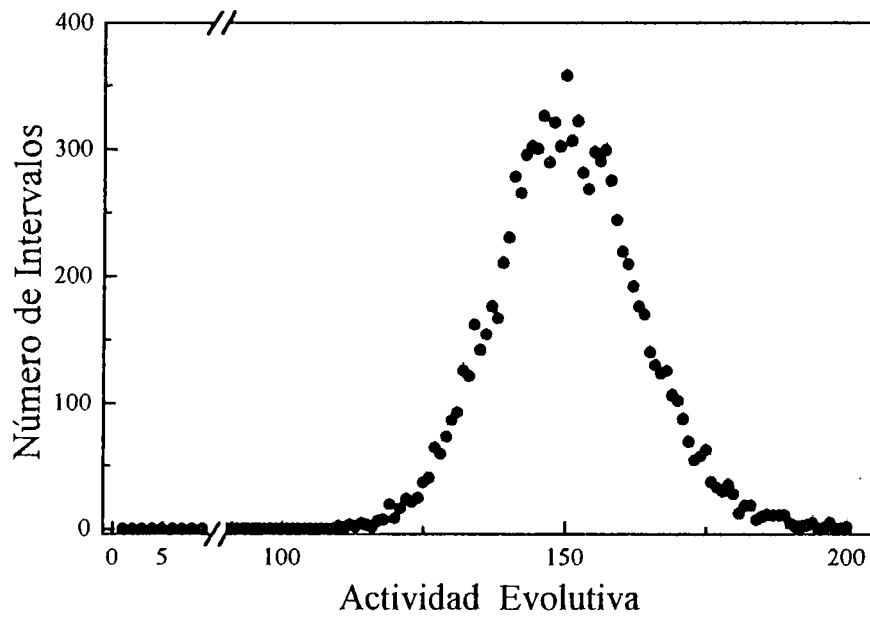


Figura 2: Histograma de los datos de la figura 1 (unidades arbitrarias). No se observa en este caso una ley de potencias.

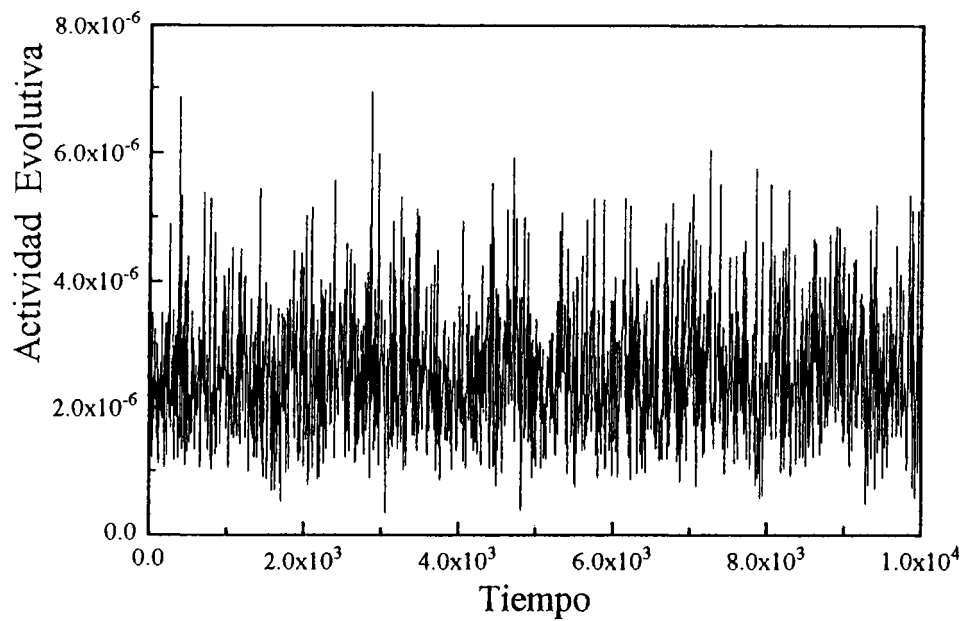


Figura 3: Actividad evolutiva para una sola especie (unidades arbitrarias) en un sistema sin correlaciones con $M = 25, N = 7$. Cada punto corresponde a 1000 intervalos de tiempo. Vemos que el equilibrio puntuado ha desaparecido.

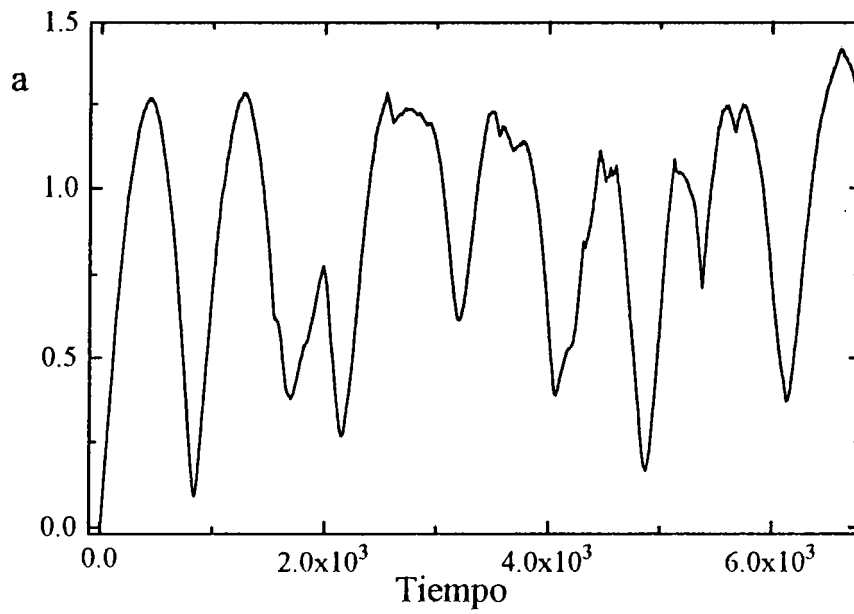


Figura 4: Evolución temporal de $|\vec{a}|$ (unidades arbitrarias) (ver texto).

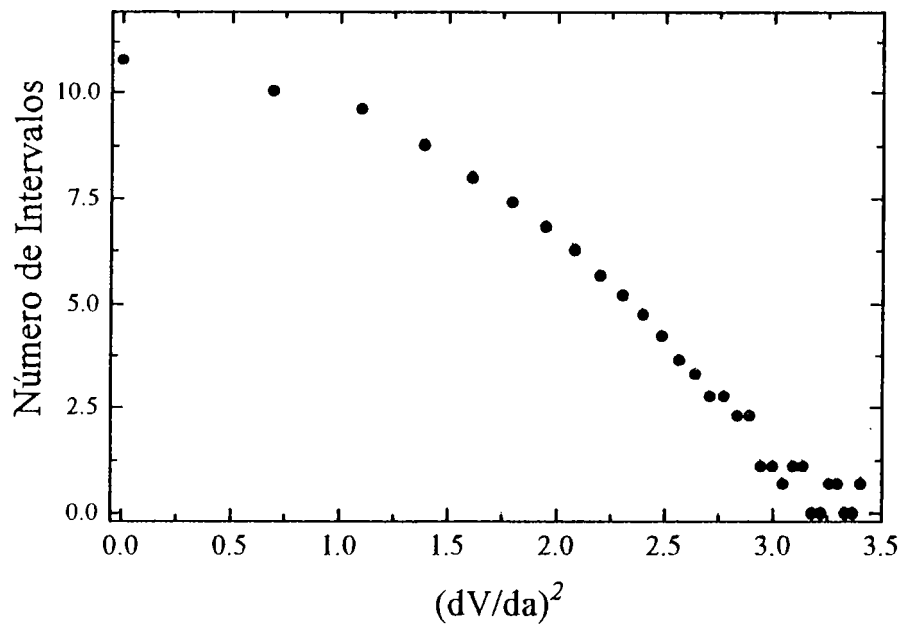


Figura 5: Histograma que muestra la distribución de $\left(\frac{|\delta \vec{V}|}{|\delta \vec{a}|} \right)^2$ (unidades arbitrarias) sobre la hipersfera de radio uno (ver texto).

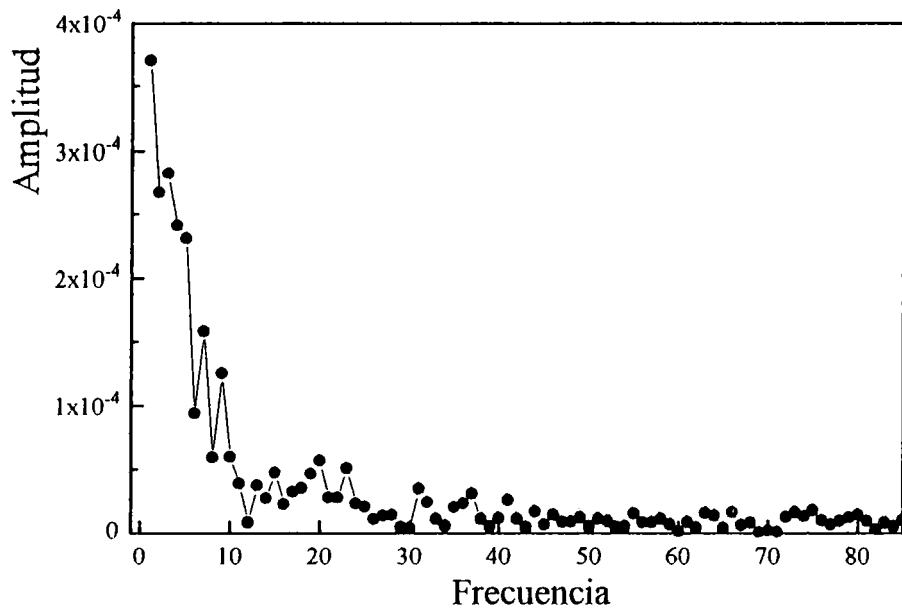


Figura 6a: Espectro de frecuencias (unidades arbitrarias) correspondiente a una serie temporal con $M = 25$, $N = 7$, $k = 5$. Las componentes más bajas contribuyen más que las altas (la componente $f=0$ no se muestra para una mejor visualización)

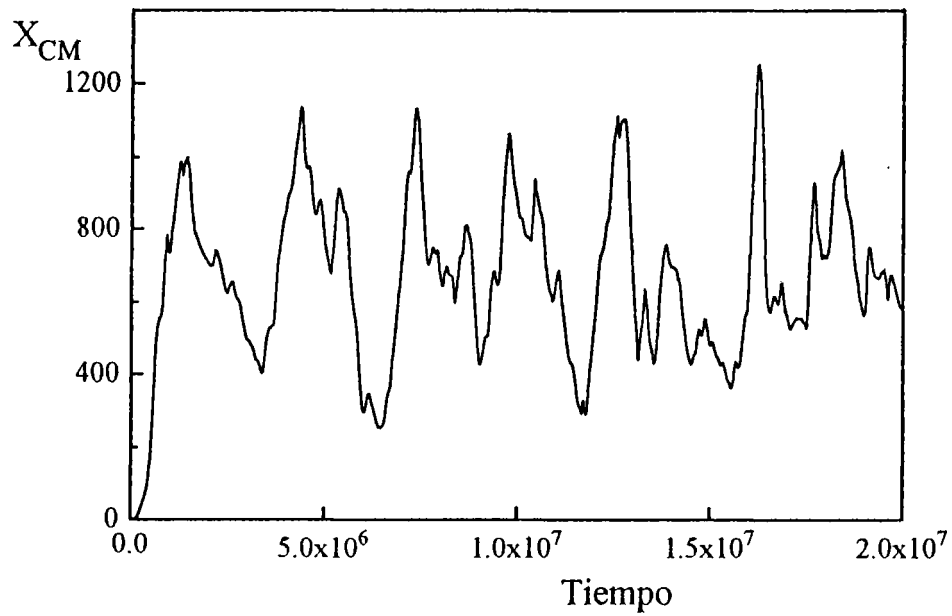


Figura 6b: Evolución temporal de $\left| \vec{X}_{CM} \right|$ (unidades arbitrarias) correspondiente a una serie temporal con $M = 25$, $N = 17$, $k = 5$

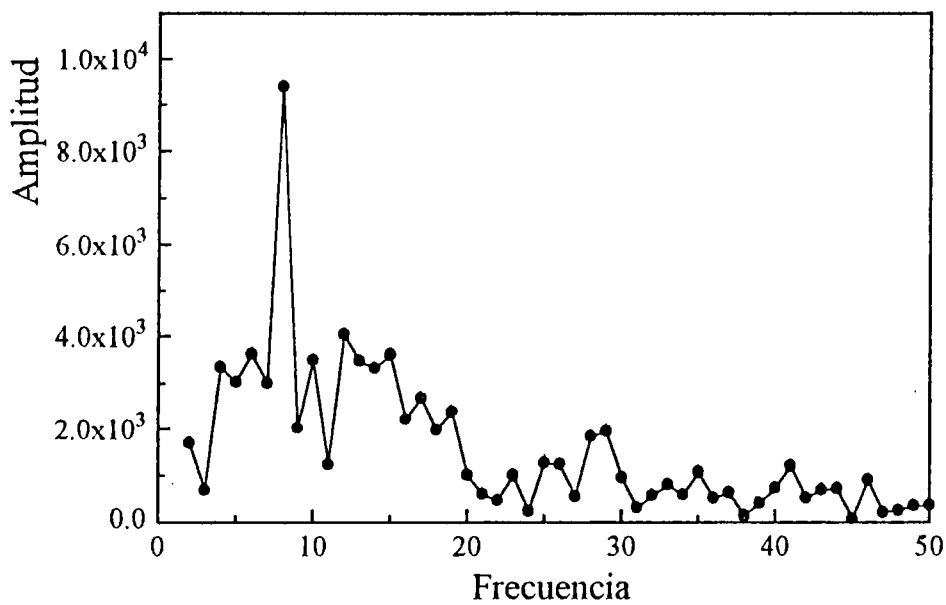


Figura 6c: Espectro de frecuencias (unidades arbitrarias) correspondiente a la serie temporal de $\left| \vec{X}_{CM} \right|$ con $M = 25$, $N = 17$, $k = 5$ (la componente $f=0$ no se muestra para una mejor visualización).

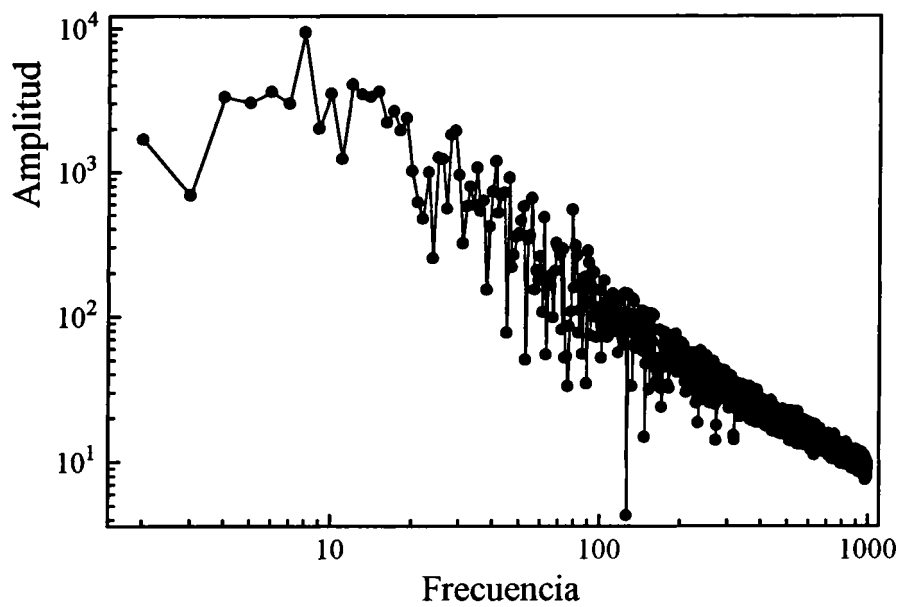


Figura 6d: Gráfico log-log de la figura 6c.

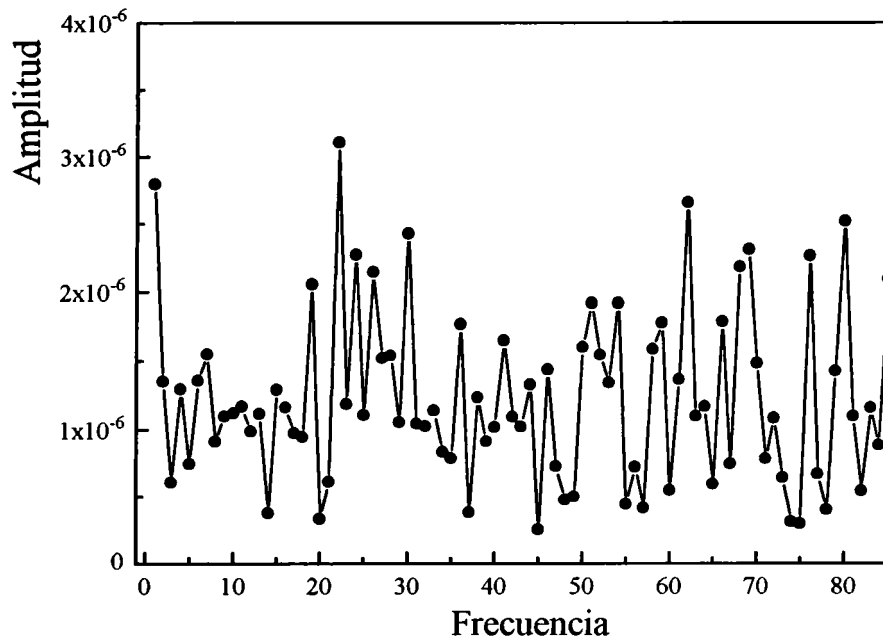


Figura 7: Espectro de frecuencias correspondiente a una serie temporal para movimiento aleatorio sin competencia Darwiniana ($M = 25$, $N = 7$, $k = 5$). En promedio, todas las frecuencias contribuyen de la misma forma.

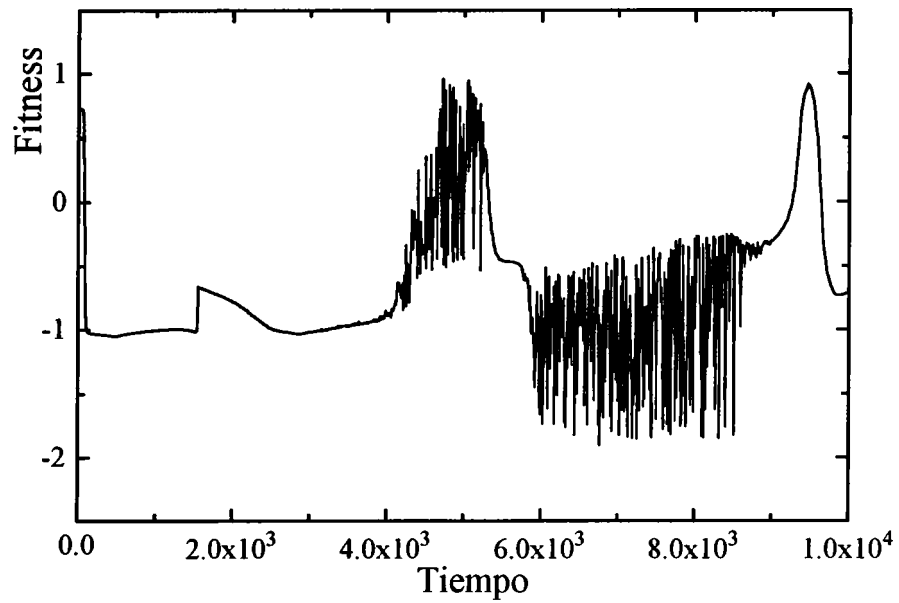


Figura 8: Típica fitness vs. tiempo para una especie simple (unidades arbitrarias).

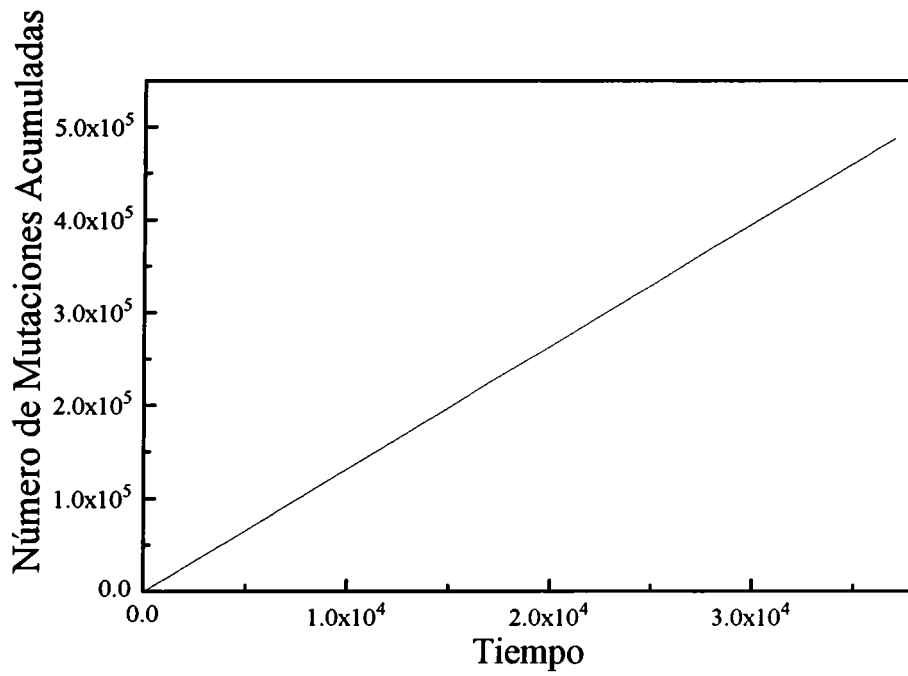


Figura 9: Evolución temporal del número de mutaciones aceptadas acumuladas para una especie arbitraria.

Bibliografia

- [1] S. J. Gould, *Paleobiology* **3** (1977) 135.
- [2] D. M. Raup and J.J.Jr Sepkosky, *Science* **215** (1982) 1501
- [3] D. M. Raup, *Science* **231** (1986) 1528.
- [4] D. M. Raup and G. E. Boyajian, *Paleobiology* **14** (1988) 109.
- [5] P. Bak, C. Tang and K. Wiesenfeld, *Phys. Rev. Lett.* **59** (1987) 381.
- [6] P. Bak, C. Tang and K. Wiesenfeld, *Phys. Rev. A* **38**(1988) 364.
- [7] P. Bak, H. Flivbjerg and B. Lautrup, *Phys. Rev. A* **46** (1993) 6724.
- [8] P. Bak and K. Sneppen, *Phys. Rev. Lett.* **71** (1993) 4083.
- [9] S. A. Kauffman, *The Origins of Order*, Oxford University Press, Chap. 1,2,3,5 (1993).
- [10] R. J. Greenspan, *Sci. Am.* **272** (1995) 72.
- [11] R. A. Kerr, *Science* **267** (1995) 1421.
- [12] J. J. Jr. Sepkosky, *Paleobiology* **19** (1993) 43.
- [13] N. D. Newell, *J. of Paleontology* **26** (1952) 371.
- [14] E. S. Vrba, *Suid-Afrikaanse Tydskrif Wetens* **81** (1985) 229.
- [15] L. W. Alvarez, F. A. Alvarez and H. V. Michel, *Science* **208** (1980) 1095.

- [16] P. Bak, K. Chen and M. Creutz, *Nature* **342** (1989) 780.
- [17] S. A. Kauffman and S. J. Johnsen, *J. Theor. Biol.* **149** (1991) 467.
- [18] P. Bak, "Self-Organized Criticality and Gaia" in *Thinking about Biology*, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Lec. N. Vol. III (ed. W. Stein and F. J. Varela) Addison-Wesley, pp 255-268 (1993)
- [19] P. Bak, K. Sneppen and H. Flivbjerg, *Phys. Rev. Lett.* **71** (1993) 4087.
- [20] Newman, M. E. J. and Sneppen, K., *Phys. Rev. E* **54** (1996) 6626.
- [21] Wilke, C. and Martinez T., *Phys. Rev. E* **56** (1997) 7128.
- [22] Montroll, E. W. and Shlesinger, M. F., *Proc. Natl. Acad. sci.* **79** (1982) 3380.
- [23] Sornette, D. and Cont, R., *J. Phys. I France* **7** (1997) 431.
- [24] Sibani, P. and Littlewood, P., *Phys. Rev. Lett.* **71** (1993) 1482.
- [25] Sneppen, K., *Physica A* **221** (1995) 168.
- [26] West, G. B., Brown, J. H. and Enquist, B. J., *Science* **276** (1997) 122.
- [27] Fox, W. T., *Paleobiology* **13** (1987) 257.
- [28] Raup, D. M., *Complexity* **2** No. 6 (1997) 30.
- [29] Sole, R. V., Manrubia, S. C., Benton, M. and Bak, P., *Nature* **388** (1997) 764.
- [30] Amaral, L. A. N. and Meyer, M. Environmental changes, co-extinction, and patterns in the fossil record (1998). Available as <http://xxx.lanl.gov/abs/cond-mat/9804102>.
- [31] Manrubia, S. C. and Paczuski, M. A simple model for large scale organization in evolution (1996). Available as <http://xxx.lanl.gov/abs/cond-mat/9607066>.
- [32] Newman, M. E. J. , *J. Theor. Biol* **189** (1997) 235.

[33] Sole, R. V. and Manrubia, S. C., *Phys. Rev. E* **54** (1996) 42.

[34] M. Kimura, *Sci. Am.* **241** (1979) 94.

[35] L. Margulis and D. Sagan, *What is life?*, Simon and Schuster, NY, 1995; L. Margulis in *The third culture*, edited by J Brockman, Simon and Schuster, NY, 1995.

Capítulo 4

Evolución Versus Coevolución

4.1 Introducción

En este capítulo estudiaremos dos modelos de evolución biológica que presentan equilibrio puntuado, con el fin de comparar numéricamente dos tipos posibles de dinámica adaptativa. En el primer tipo de dinámica una especie puede evolucionar hacia estados de adaptación cada vez mejores hasta alcanzar un máximo local, vía el escenario Darwiniano original (evolución en un entorno estacionario). El segundo tipo de dinámica se refiere al escenario coevolucionario, cuya importancia ha sido sugerida recientemente [1].

Como anteriormente hemos señalado, en los últimos años ha habido gran actividad en el estudio de modelos físicos capaces de simular el proceso de evolución biológica. Como consecuencia de ello, se ha arrojado mucha luz sobre las diversas características de la rica superficie adaptativa Darwiniana. Aunque, por supuesto, muchas preguntas intrigantes aun aguardan su elucidación. Entre ellas podemos señalar la siguiente cuestión: está generalmente aceptado que la visión Darwiniana tradicional de evolución, de acuerdo a la cual se seleccionan los individuos más aptos de los naturalmente surgidos mutantes al azar, presenta un problema importante [1]: *es demasiado lenta para dar cuenta de la evolución biológica real.*

Per Bak ha descripto lúcidamente la situación de la siguiente manera [1]: "Si, a

modo de argumentación, imaginamos el mundo exterior congelado (momentáneamente) y tratamos de construir de la nada una especie bien adaptada mediante técnicas de ingeniería, en lugar de mediante evolución, nos veríamos forzados a aceptar que se necesitarían eones. Comenzando por una configuración al azar, ciertamente alcanzaríamos un máximo erróneo y mucho más bajo que el necesario. Sería necesario ir sistemáticamente a través de todas las configuraciones, lo cual implicaría tiempos exponencialmente largos”. Como hemos visto en el capítulo 1, Shapiro [2] y Hoyle [3] han desarrollado argumentos similares.

La *Coevolución*, como una alternativa a la evolución Darwiniana simple en un entorno fijo, ha sido propuesta como un camino para escapar a este problema. El mecanismo dinámico para dicho proceso sería el siguiente: las especies individuales se adaptarían, en este caso, de una forma lenta en un entorno cambiante, sin tener que escalar en ningún momento barreras de alta fitness, lo cual permitiría un proceso evolucionario veloz [1]. En palabras de Per Bak [1]:”Lo que el individuo ve como superior a su fitness puede ser mejor caracterizado como una integración autoconsistente dentro de un sistema complejo. La biología construyó la solución al problema de la fitness junto con el problema en sí mismo. Es mucho más simple construir un rompecabezas complicado mediante un procedimiento coevolutivo, que intentar resolverlo por prueba y error”.

Con el objetivo de fijar la terminología, reservaremos la palabra ”evolución” para describir el punto de vista Darwiniano tradicional: las especies se adaptan en un entorno fijo, al cual las demás especies por supuesto contribuyen (aunque fijas). Con ”coevolución”, en cambio, nos referiremos a los procesos dinámicos en los cuales todas las especies evolucionan simultáneamente, es decir, las especies deben adaptarse a un entorno variable de una forma autoconsistente.

Algunos resultados recientes indican que este último mecanismo adaptativo conduce a mejores resultados que el primero en algunos escenarios evolutivos particulares [4, 5]. Sin embargo, *un test de esta afirmación dentro del contexto de modelos físicos (sistemas dinámicos coevolutivos) ha quedado por hacer*. La intención de este capítulo consiste en intentar remediar esta situación. Atacaremos el problema evolución vs. coevolución en forma numérica, mediante el estudio de la dinámica de dos diferentes

modelos: i) los modelos *NKC* de Kauffman y Johnsen [6, 7], que han probado ser de gran utilidad en la explicación de varios mecanismos y características que se dieron en el ecosistema terrestre ¹ [6, 8] y ii) Nuestro modelo introducido en el capítulo 2, el cual exhibe comportamiento crítico y equilibrio puntuado en forma robusta, sin necesidad de "sintonización" externa. Otras características "realistas" del modelo incluyen la predicción de las leyes de potencia que gobiernan la distribución de los eventos de extinción [9], y su habilidad de reproducir las curvas de actividad evolutiva de Sepkosky [10] y la de distribución de tiempos de vida [10, 11] construidas en base a los registros fósiles.

Nuestra intención es proveer algunas respuestas relativas al problema "evolución vs. coevolución" comparando las fitness resultantes de dos dinámicas diferentes (evolutiva y coevolutiva) aplicadas dentro de un mismo modelo. Este tipo de comparación lo haremos con los dos modelos anteriormente citados. Es conveniente aclarar que la fitness es un concepto relativo, y puede ser comparado, en forma consistente, sólo dentro de un mismo modelo. Así, la fitness media de una especie en una ecología dada (es decir, un modelo dado), puede ser comparada con la fitness media de otra especie en el mismo modelo (aunque esta última tenga una dinámica evolutiva diferente) ².

Una vez que hemos definido y fijado la superficie adaptativa (por ejemplo, en el caso de los modelos *NKC*, fijando los valores de N , K y C), quedaron definidas, también, las características estadísticas del modelo (como, por ejemplo, el número de máximos locales y su distribución, etc. [6]). Fijada un tipo de superficie adaptativa, aparecen diferentes estrategias adaptativas (o diversas dinámicas) posibles (por ejemplo, diferentes ritmos de mutación, intercambio de material genético entre individuos, etc.), cuyo objetivo será alcanzar el máximo global o, al menos, un máximo local "bueno". Por ejemplo, la efectividad de la recombinación depende de manera sutil de la rugosidad de la superficie adaptativa (ver capítulo 2 de [6]). Es obligatorio, entonces, comparar estrategias para valores fijos de los parámetros anteriormente citados, es decir, para un tipo fijo de superficie adaptativa. Esta será nuestra filosofía al estudiar el problema evolución vs. coevolución.

¹entre ellos: radiación y stasis como propiedades genéricas, la explosión Cámbrica y la quietud Pérmica y la rederivación de las leyes de Von Baer.

²Estamos comparando *diferentes dinámicas* (coevolutiva y evolutiva), y no diferentes *ecologías*.

Debemos remarcar también que, dentro del presente contexto, mayor fitness no significa mayor complejidad. No estamos discutiendo aquí la evolución de la complejidad. La complejidad de nuestros "organismos" permanece aproximadamente constante en nuestros modelos, dado que el número de genes también permanece constante.

Un punto relativo a la terminología, también merece ser tocado nuevamente. Sabemos que la visión coevolucionaria no es incompatible con la teoría Darwiniana, dado que las especies siguen evolucionando por mutaciones al azar y selección de los mejores individuos, excepto que ahora estamos en una superficie variable. La visión coevolucionaria, en cambio, puede tener algunas consecuencias en el nivel macroevolutivo, tales como equilibrio puntuado, del cual, aparentemente, Darwin no era conciente. Diferenciaremos entonces entre "evolución simple" (el mecanismo Darwiniano original), y "coevolución" (el mecanismo neo-Darwiniano).

4.2 La Familia de Modelos NKC

En la familia de modelos NKC de Kauffman y Johnsen [6, 7] cada especie está representada por una cadena de N sitios. El estado de cada sitio (o "gene") puede adoptar uno de dos posibles valores: cero o uno. El grado de adaptación de una especie a su entorno se mide a través de su fitness F . Cuanto mayor es el valor de F , mejor adaptada está la especie a su entorno. Para la especie k , F_k se obtiene sumando las contribuciones de cada sitio. La contribución de cada sitio, a su vez, depende de: i) el estado de otros K genes de la cadena que representa a la especie k y ii) el estado de otros C genes, pertenecientes al resto de las especies. La contribución a la fitness de las 2^{K+C+1} combinaciones de los estados posibles de un gene dado y los otros $K + C$ sitios de los que el mismo depende, es escogida al azar al comienzo de la simulación. Los $K + C$ sitios que influyen a dicho gene también son escogidos al azar. Esta elección no se modifica durante el curso de la simulación. El número de especies será designado con M y, también, permanece fijo.

El proceso evolutivo procede de la siguiente manera: comenzamos con una configuración inicial al azar (es decir los $N \times M$ sitios o genes pertenecientes a todas las

especies se inicializan aleatoriamente). Luego, en cada uno de una serie de pasos de tiempo discretos, se escoge una especie (digamos la j) y uno de los genes de la misma. Ambos se escogen de manera aleatoria. Luego el estado de este sitio es modificado, y se evalúa el nuevo valor de F_j . Si, como consecuencia de esta modificación, F_j crece, el cambio en dicho sitio es retenido. Caso contrario, el cambio se descarta y el estado de dicho sitio retoma su valor anterior.

Pensemos ahora en la evolución de una especie (digamos la j). Los estados de los sitios de las restantes $M - 1$ especies permanecen congelados. En dichas circunstancias, el proceso evolutivo puede visualizarse en términos de un camino adaptativo sobre la "superficie" de fitness (o sea, sobre los vértices de un hipercubo Booleano de N dimensiones). Este camino adaptativo se detiene si la especie queda atrapada en un máximo local. Kauffman muestra [6] que la rugosidad de la superficie de fitness crece con K (en la terminología de los genetistas, K mide la riqueza de las interacciones epistáticas entre las componentes del sistema). Para $K = 2$ la estructura de la superficie de fitness es tal que el valor medio de F_j , $\langle F_j \rangle$, evaluado sobre un número grande de simulaciones diferentes, esta maximizado.

En un sistema coevolucionario (en el cual todas las especies evolucionan simultáneamente), tenemos que considerar que tanto la fitness como la superficie adaptativa de cada especie dependen de lo que sucede con las otras especies (en virtud de los C acoplamientos anteriormente mencionados). Así, debido a dicho acoplamiento, un movimiento adaptativo realizado por una especie se proyecta en la superficie adaptativa de las otras especies, y altera las fitness correspondientes en forma más o menos profunda, según el caso particular. Con el tiempo, cada especie, en su escalada a su propia superficie, deforma las superficies de sus vecinos ecológicos.

Es interesante mencionar que, en el escenario coevolutivo, el valor medio de $\langle F_j \rangle$ sobre las M especies diferentes, que denominaremos $\langle\langle F \rangle\rangle$, se hace máximo para algún valor de K , que llamaremos K^0 , el cual depende de los valores de M, N y C [6]. Para $K = K^0$ el sistema evoluciona al "borde del caos". O sea, para $K > K^0$ el ecosistema se comporta como un sistema cuasi-ordenado (es decir, la mayoría de las especies se congela y sólo en unas pocas se producen alteraciones periódicas). En cambio, para $K < K^0$ la mayor parte de las especies exhiben variaciones durante todo

el proceso evolutivo, con algunas pocas "islas congeladas" (especies que detienen su proceso evolucionario). El "borde del caos" corresponde a la situación en la cual la componente congelada percola a través de todo el ecosistema.

Se ha podido demostrar analíticamente, para el caso especial $K = N - 1$ [12], que bajo algunas condiciones se produce una transición de fase de un estado ordenado a un estado caótico.

4.3 Nuestro Modelo

El modelo es similar al introducido en el capítulo 2, excepto que ahora dentro de la matriz $k_{ij} = -k_{ji}$ podemos tener algún porcentaje de los k_{ij} igualados a cero. Los restantes k_{ij} , al igual que antes, son escogidos aleatoriamente en el intervalo $[-1, 1]$ (para $i < j$). Estos valores se mantienen constantes durante el resto de la simulación. Llamaremos C a la fracción de k_{ij} 's que no se anulan.

4.4 Dinámica Comparativa

4.4.1 Modelos NKC

Comenzaremos por los resultados obtenidos con referencia la familia de modelos NKC . Compararemos la dinámica evolutiva vs. la coevolutiva, dentro de un escenario constante, es decir, para valores idénticos de M, N, K , y C (Recordemos que estamos comparando diferentes dinámicas adaptativas, y no diferentes ecologías).

En la figura 1 puede apreciarse la evolución temporal típica de F para una especie. En este caso tomamos $M = 20$, $N = 10$, $K = 4$, y $C = 3$. En el escenario coevolutivo F comienza creciendo de forma veloz y luego se estabiliza, manteniendo oscilaciones alrededor de un valor medio. Luego de 30000 generaciones no se aprecian desviaciones de este patrón, es decir, el equilibrio nunca se alcanza en este caso. En la figura 1 también mostramos, con el fin de poder comparar (con valores idénticos de M, N, K, C), la fitness de una especie en el escenario evolutivo ($M - 1$ especies congeladas). Vemos que en este último caso el equilibrio se alcanza rápidamente.

Estos resultados pueden entenderse mejor si observamos la figura 2. Allí vemos la curva de fitness versus K . En este caso nos referimos, más específicamente, a la fitness media coevolucionaria $\langle\langle F \rangle\rangle$ y a la media Darwiniana $\langle F \rangle$. El promedio coevolutivo fué tomado sobre 30 simulaciones diferentes para cada K (promediando a su vez sobre todas las especies coevolucionantes). El promedio evolutivo se realizó sobre 100 simulaciones. En el caso coevolutivo promediamos a su vez sobre 30000 pasos de tiempo (en el régimen oscilatorio) para computar el promedio.

En la figura 2 pueden verse algunos de los rasgos descritos por Kauffman. La $\langle F \rangle$ para el caso evolutivo Darwiniano en su variante de "una mutación máxima por paso de tiempo" (ver más adelante) exhibe un pico para $K = 2$. Por otro lado, la $\langle\langle F \rangle\rangle$ coevolutiva tiene un pico para algún K^0 (dependiente de C , en este caso fijo), para el cual se supone que el sistema evoluciona al borde del caos: para $K > K^0$ el proceso coevolucionario es pobre, ya que el sistema se encuentra prácticamente congelado. En cambio, para $K < K^0$, el sistema se comporta en forma mas bien caótica, lo cual disminuye sus capacidades adaptativas.

Supongamos ahora que las especies evolucionan cambiando los estados de *hasta* n sitios por cada paso de tiempo, siendo el número exacto determinado en forma aleatoria. El punto importante respecto a las simulaciones de figura 2 reside en el hecho de que *el nivel de fitness alcanzado por el sistema coevolutivo es menor que el obtenido en el proceso evolutivo Darwiniano*. Esta diferencia es relativamente pequeña para sistemas que evolucionan de manera tal que $n = 1$ (las especies "exploran" variaciones de sólo un sitio en cada paso de tiempo), pero crece para valores mayores de n . Esto puede verse claramente en la figura 2 para el caso $n = 4$, el cual está mas cercano a la realidad biológica que el caso $n = 1$. El valor de F de una especie que evoluciona en un entorno fijo, aumenta debido a que los "pasos de exploración" más largos le permiten, a la misma, escapar de algunos de los máximos locales en los que antes podía quedar atrapada. En cambio, la F coevolutiva se ve perjudicada, ya que no se ve necesariamente beneficiada con los pasos de exploración más largos. Esto se debe a que el ambiente también cambia en forma rápida, con lo cual, en promedio, la especie se ve más perjudicada que beneficiada. Obtenemos un efecto "red queen" acelerado.

Las desviaciones de F con respecto al valor medio son poco sensibles al valor de K . En el escenario coevolutivo la desviación standard varía entre $1.5 \cdot 10^{-2}$ y $3 \cdot 10^{-2}$. En el caso evolutivo Darwiniano, en cambio, se encuentran variaciones entre $7 \cdot 10^{-2}$ y $9.5 \cdot 10^{-2}$.

El tiempo promedio necesario para alcanzar un plateau estable puede verse en la figura 3. En el caso evolutivo Darwiniano, el promedio está tomado sobre todas las especies en diferentes simulaciones. En el caso coevolucionario, el tiempo promedio es el tiempo medio necesario para alcanzar por primera vez el valor medio F_{mean} que corresponde al K en cuestión. Tal como lo sugiere la figura 1, el tiempo promedio en el primer caso es mucho menor que en el último. En la figura 3 mostramos, también, el tiempo *máximo* necesario para alcanzar el estado estacionario (en el caso Darwiniano simple), y lo comparamos con el tiempo *mínimo* necesario para alcanzar una situación estable (aunque con oscilaciones) en el caso coevolutivo. Las conclusiones obtenidas anteriormente con respecto a los tiempos promedios todavía se mantienen. Es importante señalar que estos resultados no cambian si modificamos, junta o separadamente, C , M , y/o N .

4.4.2 Nuestro Modelo

Consideremos ahora nuestro modelo. La evolución temporal de la fitness para una especie puede verse en las figuras 4 y 5, para el caso $M = 17$, $N = 7$, $C = 0.5$, $K = 5$ en ambas figuras. La figura 4 corresponde a una especie arbitraria que coevoluciona con el resto, mientras que, en la figura 5, evoluciona en un entorno fijo (sólo permitimos que evolucione dicha especie y dejamos congeladas al resto). En el caso coevolutivo observamos fuertes oscilaciones en la fitness, mientras que, en el escenario Darwiniano, la fitness aumenta monótonamente hasta alcanzar un valor máximo.

La fitness promedio en el caso coevolutivo es idénticamente nula (Cf. Eq. (2.8): al sumar sobre los i , la antisimetría de k_{ij} obliga a que la suma sea nula, independientemente de los valores de C , M o N). En el caso Darwiniano, la fitness promedio alcanzada puede estimarse analíticamente de la siguiente manera. La fitness de una sola especie esta dada por:

$$F_i = \sum_{j \neq i} k_{ij} \vec{V}^i \vec{V}^j = \sum_{j, \alpha} k_{ij} V_\alpha^i V_\alpha^j = \sum_{\alpha} V_\alpha^i \sum_{j \neq i} k_{ij} V_\alpha^j = \sum_{\alpha} V_\alpha^i W_\alpha^i, \quad (4.1)$$

con

$$W_\alpha^i \equiv \sum_{j \neq i} k_{ij} V_\alpha^j. \quad (4.2)$$

como solo una especie es la que esta evolucionando en este caso, podemos olvidarnos del subíndice i sin pérdida de generalidad. Entonces,

$$F = \sum_{\alpha} V_\alpha W_\alpha = |\vec{V}| |\vec{W}| \cos \theta, \quad (4.3)$$

donde θ es el ángulo entre los vectores \vec{V} y \vec{W} . En una dada simulación, F alcanza un máximo y luego permanece constante. Si la correlación entre las componentes de \vec{V} es lo suficientemente pequeña, el máximo se obtiene para $\cos \theta = 1$ (el vector \vec{V} se vuelve paralelo a \vec{W}). En un caso mas general, $\cos \theta$ es menor que la unidad. Adoptemos entonces la aproximación (recordando que $|\vec{V}| = 1$):

$$F_{\max} = |\vec{W}|. \quad (4.4)$$

Ahora tenemos que promediar sobre todas las simulaciones posibles. Para estimar el valor de $\langle |\vec{W}| \rangle$ emplearemos el resultado

$$|\vec{W}|^2 = \sum_{\alpha} W_\alpha^2, \quad (4.5)$$

y procederemos a trabajar en una aproximación de "campo medio" con

$$\langle |\vec{W}| \rangle^2 \simeq \langle |\vec{W}|^2 \rangle, \quad (4.6)$$

de forma que

$$\langle F_{\max} \rangle \simeq \sqrt{\langle |\vec{W}|^2 \rangle}. \quad (4.7)$$

Esta aproximación introduce un error del orden de una desviación standard (para cualquier cantidad x tenemos $\sigma_x^2 = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2$). Ahora, con la notación $k_j \equiv k_{ij}$ (ver más arriba el comentario sobre el subíndice i) tenemos

$$W_\alpha^2 = \sum_j \sum_l k_j V_\alpha^j k_l V_\alpha^l \quad (4.8)$$

y dado que no existen correlaciones entre los k^s y los V^s

$$\langle W_\alpha^2 \rangle = \sum_j \sum_l \langle k_j k_l \rangle \langle V_\alpha^j V_\alpha^l \rangle. \quad (4.9)$$

Notemos que los k_j entre sí también son no correlacionados (son escogidos aleatoriamente en el intervalo $[-1, 1]$), por lo tanto

$$\langle k_j k_l \rangle = \langle k_j^2 \rangle \delta_{jl}. \quad (4.10)$$

Finalmente, tenemos

$$\langle W_\alpha^2 \rangle = \sum_j \langle k_j^2 \rangle \langle V_\alpha^{j2} \rangle, \quad (4.11)$$

donde $\langle k_j^2 \rangle = 1/3$, y $\langle V_\alpha^{j2} \rangle \simeq 1/3$ (esta última igualdad vale si las correlaciones entre los V^s son lo suficientemente pequeñas como para que los V_α^j puedan ser escogidos al azar en $[-1, 1]$). El reemplazo de estos resultados en (4.7) conduce a

$$\langle F_{\max} \rangle \simeq \sqrt{\sum_{\alpha,j} \frac{1}{9}} = \sqrt{\frac{CMN}{9}} \quad (4.12)$$

Vemos que, independientemente de C, M o N , la fitness promedio Darwiniana es mayor que la correspondiente al caso coevolutivo.

En la sección anterior también discutimos el caso de los tiempos medios necesarios para ambos procesos evolutivos. En este caso la situación es levemente diferente. La fitness coevolutiva promedio se anula, y la fitness individual de una especie oscila bruscamente alrededor de $F = 0$ desde el comienzo (ver figura 4). En el caso Darwiniano simple, en cambio, la fitness crece monótonamente a gran velocidad hasta alcanzar el equilibrio. Es por ello, que una comparación de los tiempos carece de sentido en este caso.

4.5 El Problema del Tiempo Adecuado

Cuando pensamos en evolución, nos enfrentamos con la cuestión de cuán duro puede haber sido encontrar una estructura o propiedad particular. Ya hablamos brevemente acerca de ello en el capítulo 1 y en la introducción del presente capítulo. Dicho problema aparece principalmente cuando la estructura o propiedad en cuestión requiere de la acción concertada de un largo número de constituyentes. Si exploramos las diferentes posibilidades por prueba y error, el tiempo necesario para "encontrar" dicha estructura crece en forma exponencial con el número de genes (o de aminoácidos) que requiera la tarea. Como corolario, se necesitarían tiempos evolutivos más grandes que la edad del universo para generar, incluso, la más simple bacteria. Demos el nombre de *argumento de plausibilidad* para designar a los argumentos previamente dados, usualmente utilizados para atacar a las teorías evolutivas à la Darwin. Para ejemplos más detallados del argumento de plausibilidad se pueden consultar por ejemplo las referencias [2] y [3].

A la luz de los presentes cálculos, podemos poner serias dudas sobre ese tipo de razonamientos. Como línea de argumentación consideremos un escenario muy simple dentro del contexto de los modelos *NKC*: el caso $K = 0$. Nuestra superficie de fitness presenta, entonces, exactamente un sólo máximo, y nos preguntamos por el número de pasos que necesitaría un organismo para alcanzar dicho máximo. Para cada "gene" existe un estado óptimo (cero o uno), que es independiente del estado de los genes restantes. Podemos asumir, sin pérdida de generalidad, que el máximo de la fitness se obtiene cuando todos los genes se encuentran en el estado "uno". Inicialmente, nuestro organismo ocupa una posición escogida al azar sobre la superficie de fitness. Su intención es, entonces, alcanzar el máximo absoluto.

De acuerdo con nuestras reglas, seleccionamos aleatoriamente un sitio y modificamos su estado si el mismo se encuentra en "cero" (caso contrario no hacemos nada). Este procedimiento se repite una y otra vez. Cuántos pasos S se requieren (en promedio) para obtener el estado óptimo? Dicho número es $S \ll 2^N$ (el número total de cadenas distintas). El número medio de intentos requeridos para alcanzar un sitio particular (para asegurarnos, así, de asignarle el valor "uno") es N . Este

procedimiento lo debemos repetir N veces, para tocar así todos los sitios. Por lo tanto, $S \leq N^2$. El problema con el argumento de plausibilidad es que el mismo ignora el hecho de que cada vez que una mutación beneficiosa es retenida, el número de configuraciones restantes a ser exploradas decrece, y con ellas decrece también el tiempo de exploración.

Por supuesto, si en lugar de dos, el número de estados posibles por gene fuera 20 (el número de aminoácidos), el argumento sería aún el mismo. El límite superior para el número de pasos necesarios es ahora AN^2 , donde A es el número de estados posibles por sitio. En la figura 6 podemos ver los resultados (promedio) de una serie de simulaciones (1000 para cada punto) para el caso $A = 20$. Allí podemos apreciar que el número de pasos aumenta en realidad más lentamente que AN^2 . Para superficies de forma más compleja, la presencia de múltiples máximos permite, por supuesto, obtener valores aún más pequeños de S .

Vemos así que, con la finalidad de refutar el argumento de plausibilidad, no es necesario recurrir a escenarios coevolucionarios del tipo de los de Per Bak [1], o recurrir a principios de autoorganización, como los propuestos por Kauffman [6] (es decir, la afirmación de que muchas de las características de los organismos son propiedades colectivas emergentes de sus constituyentes). Este último es, posiblemente, un argumento correcto, pero no es la única solución al problema del tiempo adecuado.

4.6 Conclusiones

Hemos intentado mostrar que el argumento de plausibilidad necesita una re-examinación cuidadosa, dado que el mismo ignora el hecho de que, a medida que evoluciona, un organismo retiene sus mutaciones favorables, lo cual reduce considerablemente el espacio de configuración accesible. En otras palabras, la "memoria" constituye una característica importante del proceso evolutivo, que el argumento de plausibilidad ignora. La memoria es la que acelera el proceso evolutivo.

A su vez, el argumento coevolutivo [4] afirma que, "en coevolución, cada especie deforma dinámicamente las superficies de fitness del resto de las especies, de forma tal, que todas puedan continuar escalando sin quedar atrapadas en máximos locales.

Aunque alguna quede atrapada, en breve dicho máximo se transforma en mínimo (debido al acoplamiento entre las especies) y entonces la especie puede proseguir con su escalada Darwiniana. Así, las especies acopladas que evolucionan por medios Darwinianos pueden interactuar entre sí, de forma de escalar en forma más eficiente que si lo hicieran solas. Debido a la competencia de unas con otras, las especies acopladas se mejoran, una a otra, a ritmos crecientes.”

Al analizar el argumento coevolutivo, deberíamos preguntarnos qué es lo que nos garantiza, que una especie que se encuentre en un momentáneo máximo local, al escapar del mismo, pueda alcanzar otro mejor, en lugar de uno peor. Nuestros resultados alcanzados con los modelos *NKC* muestran que, precisamente, la situación que se da es esta última. En este punto, es importante mencionar algunos resultados importantes e intrigantes que tienden a apoyar el argumento coevolutivo [4, 5]. Por ejemplo, Hillis [5] estudió el problema del diseño rápido y eficiente de chips para la implementación en hardware de tareas computacionales comunes, tales como el ordenamiento de números. Para este fin, codificó las conexiones de los circuitos internos del chip, y los ordenó en una cadena. Luego, puso a evolucionar las cadenas, evaluando la fitness de las mismas en función de los siguientes criterios: i) el número de elementos del circuito, ii) el número de conexiones requeridas (cuantas menos, mejor), y iii) su performance como ordenador (con respecto a una cantidad de números de prueba fijos). Este proceso imitaría a la evolución Darwiniana simple. La coevolución implicaría permitir a los números de prueba evolucionar también. En este último caso, la fitness del grupo de números de prueba, es mayor cuanto menor es la performance del chip ordenador en su intento de ordenar dichos números. Hillis encontró que esta coevolución conducía más rápidamente, y a mejores soluciones, que las obtenidas por evolución de los chips solamente. Es evidente, que este resultado se contradice con los obtenidos anteriormente por nosotros.

Sin embargo, la dinámica de la evolución biológica es bastante diferente de la que podemos encontrar en los problemas de optimización. La dinámica de la evolución biológica depende fuertemente de la forma de la superficie adaptativa [13]. En particular, la familia de modelos *NKC* exhibe características de ultrametricidad, y un alto grado de similitud con las superficies de energía de los vidrios de spin [14, 15, 16, 17].

Además de su interpretación como modelo de interacciones genéticas en un sistema multigene, el modelo *NK* de Kauffman se ha utilizado para estudiar la evolución somática adaptativa en la respuesta inmune [18]. En otras palabras, este modelo puede, probablemente, contarse entre aquellos que más se asemejan a la realidad biológica.

Por otro lado, las superficies adaptativas originadas al resolver problemas de ingeniería, son bastante diferentes de las biológicas. En el primer caso, el mapeo genotipo-fenotipo es de un carácter relativamente simple. Los parámetros del problema a optimizar son codificados en el genotipo de una manera más o menos directa (por ejemplo, las conexiones del circuito), mientras que, en el escenario biológico, el fenotipo se origina del genotipo como resultado final del proceso de morfogénesis. El mapeo, en este caso, no es para nada directo, ya que la morfogénesis es un fenómeno muy complejo, en el cual se produce el fenotipo como consecuencia espacial y temporal de las propiedades estructurales y catalíticas de proteínas codificadas en tiempo y espacio en el genoma, actuando en concierto con materiales no proteínicos y fuerzas físicas y químicas, que dan como resultado final al organismo.

Hay otra diferencia crucial entre los casos ingenieril y biológico que es interesante mencionar. La codificación requerida en el primer caso es tan "trivial" que permite que, en el caso en que usemos algoritmos genéticos para resolver el problema, dos individuos ubicados *muy lejos el uno del otro en la superficie adaptativa*, puedan generar uno nuevo recurriendo al crossover, es decir, intercambiando partes de sus respectivas cadenas (como en el ejemplo de Hillis). En el caso biológico, esto es evidentemente una imposibilidad (pensar en la imposibilidad de cruzar perros y gatos por ejemplo). La búsqueda de nuevos individuos es, en este último caso, de una naturaleza exclusivamente *local*. Mirados bajo esta luz, los resultados de Hillis parecen menos impresionantes que a primera vista.

Nadie puede negar, por supuesto, que el ecosistema terrestre funcione como un sistema dinámico adaptativo muy complejo básicamente coevolutivo. Nuestros cálculos, en los escenarios de los dos modelos vistos, indican, sin embargo, que *la coevolución no constituye un ingrediente dinámico fundamental* que acelera la evolución, sino, más bien, que el ecosistema evoluciona *a pesar del hecho de que la coevolución retarda las*

cosas. En un sistema coevolucionario, los organismos pueden seguir evolucionando por siempre, dado que los picos de fitness pueden desaparecer como consecuencia de las variaciones en otras especies. Así, la especie puede seguir "escalando" su superficie (y tal vez volverse mas compleja), sin necesariamente volverse mejor adaptada. Este mecanismo ha sido denominado el efecto Red Queen, haciendo referencia a la Reina del cuento de "Alicia en el País de la Maravillas", la cual corría constantemente sin llegar a ningún lado.

La evolución Darwiniana simple es muy eficiente por sí misma. En algun sentido, entonces, podemos imaginar que para las especies exitosas, el ecosistema completo puede verse a la manera de un "campo medio" cuasi-estacionario, de forma tal, que las mismas puedan explotar ventajosamente el mecanismo Darwiniano original, para así poder evolucionar de manera veloz.

FIGURAS

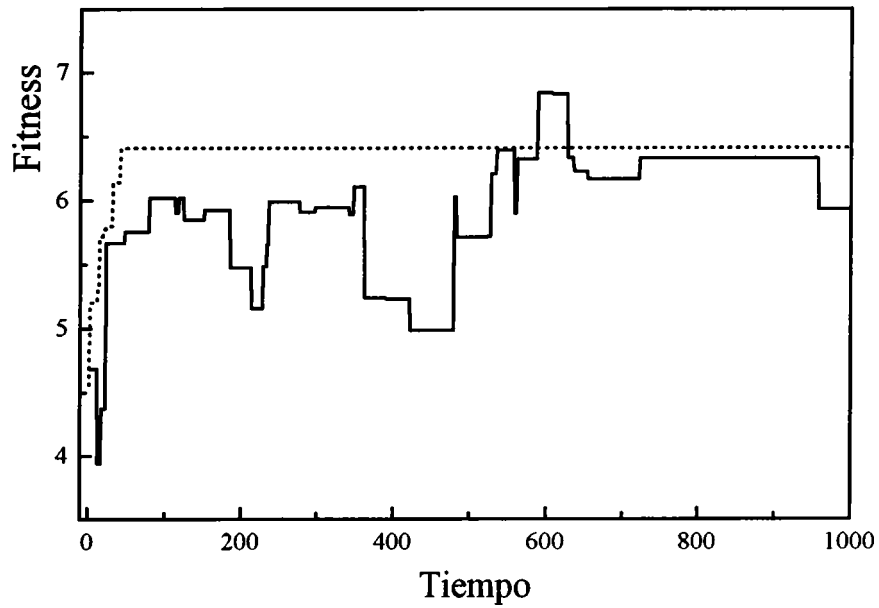


Figura 1: Un ejemplo típico de fitness para una sola especie en los modelos NKC . La línea llena, corresponde al caso de coevolución, la línea punteada, al de evolución simple. En ambos casos $M = 20$, $N = 10$, $K = 4$ y $C = 3$.

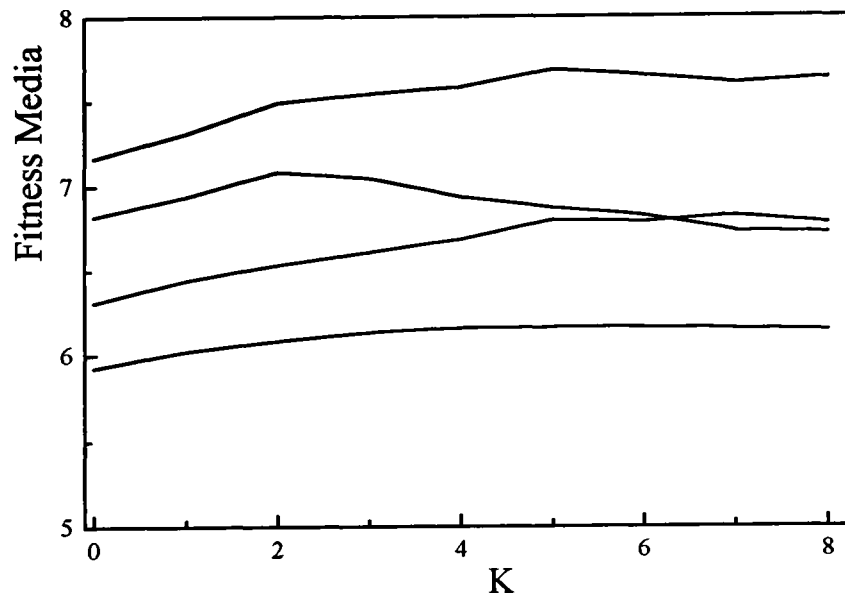


Figura 2: Fitness promedio en el equilibrio versus K para los modelos NKC . Las curvas, en orden de arriba hacia abajo corresponden a: a) Evolución simple, con máximo número de mutaciones por generación (MM) igual a 4. b) Igual a (a) pero con MM=1. c) Igual a (b) pero en el escenario coevolutivo. d) Igual a (c) pero con MM=4.

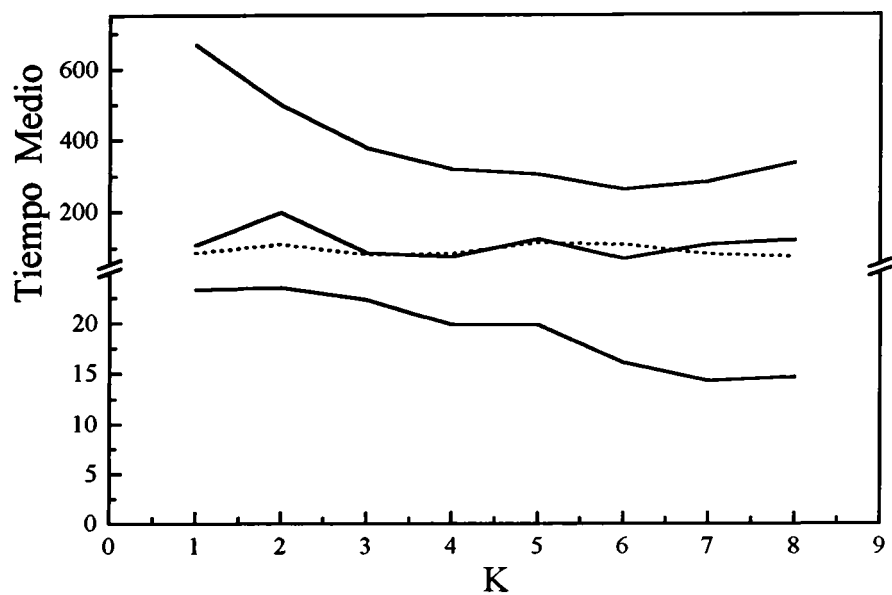


Figura 3: "Tiempos evolutivos" versus K (unidades arbitrarias) en la familia de modelos NKC . Curva superior: tiempo promedio (ver texto) para un sistema coevolutivo. Curvas centrales: tiempo evolutivo mínimo (ver texto) para estabilidad coevolutiva (línea llena) y máximo tiempo evolutivo (ver texto) en el caso de evolución simple (línea punteada). Vemos que ambos son del mismo orden de magnitud. Curva inferior: tiempo promedio para el caso de evolución simple.

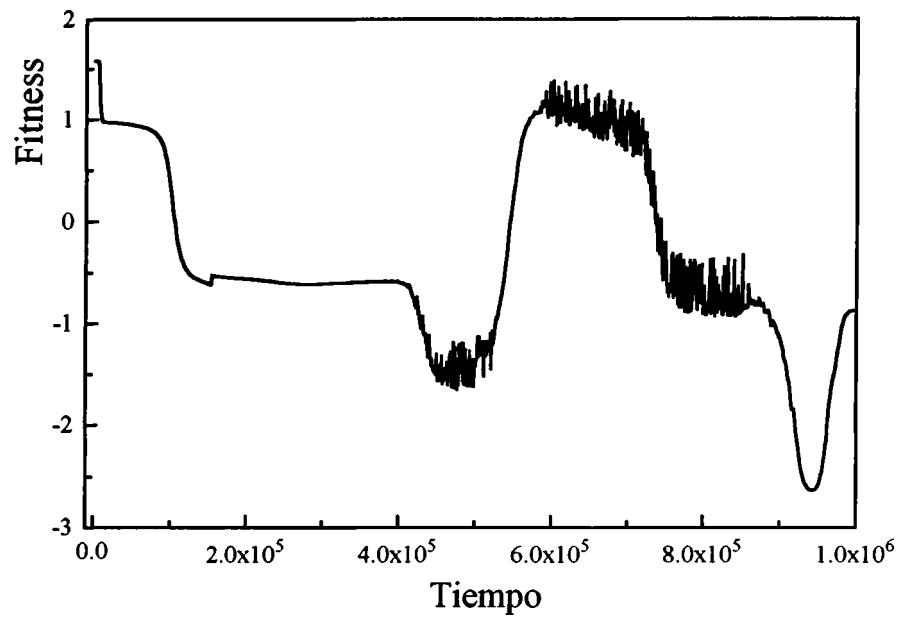


Figura 4: Típica fitness versus tiempo para nuestro modelo en el caso coevolutivo ($M = 17, N = 7, C = 0.5$ y $K = 5$).

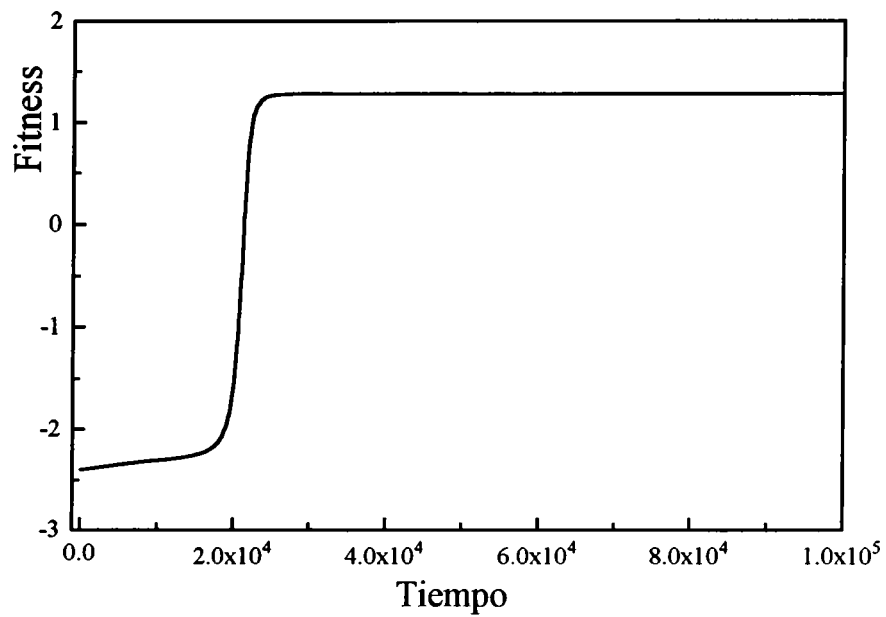


Figura 5: Típica fitness versus tiempo para nuestro modelo en el caso de evolución simple. Notar que la escala aquí es diferente de la escala de la figura 4.

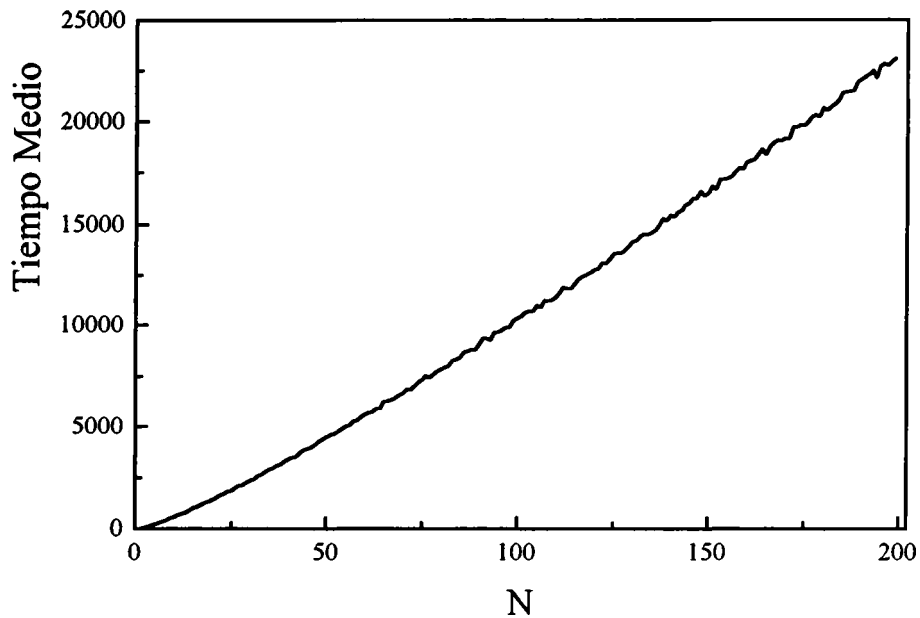


Figura 6: Número de pasos de tiempo promedio requeridos para alcanzar la fitness máxima en el modelo NKC , en función de la longitud N de la cadena (para $K = 0$ y $A = 20$). Cada punto se obtuvo promediando los resultados de 1000 simulaciones. Se puede ver claramente que el número de pasos crece más lentamente que N^2 .

Bibliografía

- [1] P. Bak, “Self-Organized Criticality and Gaia” in *Thinking about Biology*, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Lec. N. Vol. III (ed. W. Stein and F. J. Varela) Addison-Wesley, 255-268 (1993)
- [2] R. Shapiro, *Origins: A Skeptic’s Guide to the Creation of Life on Earth*, Summit Books, New York (1986)
- [3] F. Hoyle and N. C. Wickramasinghe, *Evolution From Space*, Dent, London (1981)
- [4] C. G. Langton, “Artificial Life” in *1991 Lectures in Complex Systems*, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Lec. Vol. IV (ed. L. Nadel and D. Stein), Addison-Wesley, 189-239 (1992)
- [5] W. D. Hillis, “Co-Evolving Parasites Improve Simulated Evolution as an Optimization Procedure” in *Artificial Life II*, Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity, Proc. Vol. X (ed. C. G. Langton, C. Taylor, J. D. Farmer and S. Rasmussen), Addison-Wesley, 313-324 (1991)
- [6] S. A. Kauffman, *The Origins of Order*, Oxford University Press, Chap. 1,2,3,5 (1993)
- [7] S. A. Kauffman and S. J. Johnsen, *J. Theoretical Biology* **149**, 467-506 (1991)
- [8] G. R. De Beer, *Embryos and Ancestors*, Clarendon Press, Oxford (1953)
- [9] D. M. Raup, *Science* **231**,1528 (1986)
- [10] J. J. Jr. Sepkosky, *Paleobiology* **19**, 43-51 (1993)

- [11] D. M. Raup and J.J.Jr Sepkosky, *Science* **215**, 1501-1503 (1982)
- [12] P. Bak, H. Flyvbjerg, and B. Lautrup, *Phys. Rev. A* **46**, 6724 (1992).
- [13] P. Moscato, *Annals of Operations Research* **41**, 85-121 (1993)
- [14] B. Derrida and H. Flyvbjerg, *J. Phys. A* **19**, L1003 (1986)
- [15] B. Derrida, *Philos. Magazine B* **56**, 917 (1987)
- [16] B. Derrida and O. Golinelli, *J. Physique* **50**, 1587 (1989)
- [17] E. N. Miranda and N. Parga, *J. Phys. A* **21**, 357 (1988)
- [18] S. A. Kauffman and E. D. Weinberger, *J. Theor. Biol.* **141**, 211-245 (1989)

Apéndice A

Mapeo de A hacia V

Comenzamos con

$$V_\beta = \frac{\sum_{n=0}^k a_n \left(\frac{\beta}{N}\right)^n}{|\vec{A}|} = \frac{A_\beta}{|\vec{A}|}, \quad (\text{A.1})$$

donde $A_\beta = \sum_{n=0}^k a_n \left(\frac{\beta}{N}\right)^n$ y $|\vec{A}| = \sqrt{\sum_{\alpha=1}^N A_\alpha^2}$.

La diferenciación de V_β conduce a una relación entre las variaciones $\delta \vec{a}$ y $\delta \vec{V}$ (suponemos $\delta \vec{a}$ pequeños), o sea

$$\delta V_\beta = \frac{\delta A_\beta |\vec{A}| - \delta |\vec{A}| A_\beta}{|\vec{A}|^2} = \frac{\delta A_\beta}{|\vec{A}|} - V_\beta \frac{\delta |\vec{A}|}{|\vec{A}|}, \quad (\text{A.2})$$

donde $\delta A_\beta = \sum_{n=0}^k \delta a_n \left(\frac{\beta}{N}\right)^n$ (recordemos que $\delta \frac{|\vec{A}|}{|\vec{A}|} = \frac{\sum_{\alpha=1}^N A_\alpha \delta A_\alpha}{|\vec{A}|^2}$).

Supongamos ahora que las variaciones $\delta \vec{a}$ son en dirección radial (paralelas a \vec{a}). Podemos escribir entonces

$$a_i = m_i t, \quad (\text{A.3})$$

y

$$\delta a_i = m_i \delta t, \quad (\text{A.4})$$

con m_i constantes. t es un parámetro que adopta el mismo valor para todos los a_i . Entonces tenemos

$$\delta A_\beta = A_\beta \frac{\delta t}{t}, \quad (\text{A.5})$$

y

$$\frac{\delta |\vec{A}|}{|\vec{A}|} = \frac{\sum_{\alpha=1}^N A_{\alpha}^2 \frac{\delta t}{t}}{|\vec{A}|^2} = \frac{\delta t \sum_{\alpha=1}^N A_{\alpha}^2}{t |\vec{A}|^2} = \frac{\delta t}{t}. \quad (\text{A.6})$$

Introduciéndolo en (A.2) obtenemos

$$\delta V_{\beta} = \frac{\delta A_{\beta}}{|\vec{A}|} - V_{\beta} \frac{\delta t}{t} = \frac{A_{\beta}}{|\vec{A}|} \frac{\delta t}{t} - V_{\beta} \frac{\delta t}{t} = 0, \quad (\text{A.7})$$

Lo que muestra que todas las líneas que pasan por el origen en el espacio A se mapean en la superficie de una hipersfera de radio unidad en el espacio V (notar que el modelo sin correlaciones corresponde al caso particular $A_{\beta} = a_{\beta}$).

Apéndice B

Nuestro modelo y un sistema de ecuaciones diferenciales

Investigamos aquí la evolución temporal del valor medio de \vec{a}^i . Para eso reescribamos F_i en términos de los a_k^i

$$F_i = \sum_j \sum_{\alpha\beta} g_{\alpha\beta}^{ij} V_\alpha^i V_\beta^j = \sum_j \frac{\sum_{\alpha\beta} \sum_n \sum_m g_{\alpha\beta}^{ij} a_n^i a_m^j \frac{\alpha^n \beta^m}{N^{n+m}}}{\sqrt{\sum_{\beta\alpha} \sum_{n,m=0}^k \sum_{p,q=0}^k a_m^i a_n^i a_p^j a_q^j \frac{\alpha^{n+m} \beta^{p+q}}{N^{n+m+p+q}}}} \quad (\text{B.1})$$

es decir,

$$F_i = \sum_j \frac{\sum_{nm} G_{nm}^{ij} a_n^i a_m^j}{\sqrt{\sum_{n,m,p,q=0}^k h_{pq}^{nm} a_m^i a_n^i a_p^j a_q^j}} \quad (\text{B.2})$$

donde hemos introducido los coeficientes constantes

$$G_{nm}^{ij} = \sum_{\alpha\beta} g_{\alpha\beta}^{ij} \frac{\alpha^n \beta^m}{N^{n+m}}. \quad (\text{B.3})$$

y

$$h_{pq}^{nm} = \sum_{\alpha\beta} \frac{\alpha^{n+m} \beta^{p+q}}{N^{n+m+p+q}}$$

Una pequeña variación $\delta \vec{a}^i$ es “aceptada” si conduce a un incremento en el valor de F_i , siendo rechazada en otro caso. Podemos pensar a F_i como un hiperplano en las K variables a_n^i . Como estamos tratando con variaciones aleatorias, en promedio serán aceptadas un 50% de las mismas (lo cual está de acuerdo con lo encontrado en nuestras simulaciones). En un intervalo de tiempo suficientemente pequeño δt (pero lo suficientemente grande como para acomodar varias generaciones), es decir, típicamente del orden $\delta t = 1000$ pasos de tiempo, el vector $\delta \vec{a}^i$ apuntará en la misma dirección que el gradiente (con respecto a los a_n^i) de F_i , esto es

$$\frac{\delta \vec{a}^i}{\delta t} = \frac{|a|}{\left| \vec{\nabla} F_i \right|} \vec{\nabla} F_i, \quad (\text{B.4})$$

donde $|a|$ es una constante que representa el módulo promedio del movimiento (y que depende solamente de la distribución estadística que gobierna a las variaciones $\delta \vec{a}^i$).

Por esta razón es que preferimos trabajar con los \vec{a}_i y no con los \vec{V}_i , incluso aunque F_i sea una función cuadrática en ambas cantidades.

Procedemos entonces a evaluar el gradiente de F_i

$$\frac{\partial F_i}{\partial a_k^i} = \sum_{j \neq i} \frac{\sum_{nmspq} H_{kmpq}^{ijns} a_n^i a_s^i a_p^j a_q^j a_m^j}{\left(\sum_{n,m,p,q=0}^k h_{pq}^{nm} a_m^i a_n^i a_p^j a_q^j \right)^{3/2}}, \quad (\text{B.5})$$

donde hemos hecho uso de la relación

$$\frac{\partial a_m^j}{\partial a_k^i} = \delta_{ij} \delta_{mk}. \quad (\text{B.6})$$

debido a que dichas variables son independientes entre sí.

Además,

$$H_{kmpq}^{ijns} = G_{km}^{ij} h_{pq}^{ns} - G_{nm}^{ij} h_{pq}^{ks}, \quad (\text{B.7})$$

que reemplazando en (B.4) conduce a

$$\frac{\delta a_k^i}{\delta t} = \frac{|a| \sum_{j \neq i} \frac{\sum_{nmspq} H_{kmpq}^{ijns} a_n^i a_s^i a_p^j a_q^j a_m^j}{\left(\sum_{n,m,p,q} h_{pq}^{nm} a_m^i a_n^i a_p^j a_q^j \right)^{3/2}}}{\sqrt{\sum_k \left(\sum_{j \neq i} \frac{\sum_{nmspq} H_{kmpq}^{ijns} a_n^i a_s^i a_p^j a_q^j a_m^j}{\left(\sum_{n,m,p,q} h_{pq}^{nm} a_m^i a_n^i a_p^j a_q^j \right)^{3/2}} \right)^2}} \quad ; \quad i = 1, M \quad , \quad k = 1, K, \quad (\text{B.8})$$

lo que representa un conjunto de ecuaciones diferenciales no lineales acopladas.

En ausencia de competencia Darwiniana la ecuación (B.4) deja de ser válida, ya que los $\frac{\delta \vec{a}^i}{\delta t}$ se transforman en cantidades pequeñas completamente aleatorias, cuyo

promedio tiende a anularse debido a la no existencia de una dirección preferencial de movimiento. En este caso el movimiento de $\left| \vec{a}^i \right|$ se transforma en un paseo al azar (random walk).

Esta tesis está basada en las siguientes publicaciones:

- Capítulo 2 :

Self-Organized Criticality in Coevolving Interacting Systems,

J. Fernandez, A. Plastino and L. Diambra

Phys. Rev. E **52**, 5700 (1995).

Are Catastrophic Events the Only Explanation for the Fossil Record?

J. Fernandez and A. Plastino

Biological Complexity: a Symposium (E. Mizraji, L. Acerenza, F. Alvarez, A. Pomi, eds.).

DIRAC, Facultad de Ciencias Exactas, U. de la R., Montevideo (1996).

Simbiosis and External Environment in Biological Evolution,

J. Fernandez, A. Plastino and L. Diambra

Enviado a Physica A.

- Capítulo 3 :

Dynamical Mechanisms for Biological Evolution,

J. Fernandez and A. Plastino

Phys. Rev. E **56**, 841 (1997).

Evolutionary Information Contained in Power Spectra,

J. Fernandez and A. Plastino

Enviado a Phys. Lett. A.

- Capítulo 4 :

Dynamics of Coevolutionary Processes,

J. Fernandez, A. Plastino, L. Diambra and C. Mostaccio

Phys. Rev. E **57**, 5897 (1998).